
This paper not to be cited without prior reference to the author

Production primaire en mer du Nord

J.P. Mommaerts

Lab. Ecologie en Systematiek, V.U.B.

Schéma du rapport de synthèse

I. Echelles de temps : Cycles de 24 heures

Stations fixes d'une semaine

Evolution au cours de l'année

II. Transfert d'énergie au premier niveau trophique :

Valeurs moyennes par zone et par croisière

Relations photosynthèse-lumière

Productivité

III. Importance relative du nanno- et du netplancton

Filtration sur 25 microns versus 45 microns

Productivité du nanno- versus le netplancton

Observations sur le phytoplancton vivant

Interprétation nouvelle de la distribution du
nanno- et du netplancton en mer

IV. Techniques nouvelles : L'autoradiographie comme moyen de comptage

L'automatisation de la mesure de production l^{aire}

V. Résumé

Définitions des termes et symboles employés

- production intégrée (production in situ) : production primaire totale observable dans la nature . Généralement : quantité de Carbone fixée dans la biomasse des organismes photosynthétiseurs occupant toute la colonne d'eau (sous 1 m^2) pour la journée concernée ($\text{mg C} / \text{m}^2 / \text{jour}$)
- production potentielle (production in vitro) : production primaire mesurée pour un échantillon placé dans des conditions d'éclairement optimales (dans un incubateur maintenu à la même température que l'eau de mer) ($\text{mg C} / \text{m}^3 / \text{heure}$)
- productivité (rapport P/B , capacité photosynthétique , indice de productivité, quantité de production potentielle observée par unité de biomasse . Ici , la concentration en chlorophylle a active sert d'index de biomasse et le rapport utilisé est : $\frac{\text{mg C/m}^3/\text{h}}{\text{mg chl./m}^3}$
- netplancton (microplancton) : fraction du phytoplancton dont les constituants sont retenus par un filet à mailles de 45 microns de côté. Ce sont en majorité des diatomées , des grands péridiniens (Ceratium) et aussi des stades temporairement coloniaux de flagellates (Phaeocystis).
- nanoplancton : fraction du phytoplancton dont les constituants ne sont pas retenus par un filet à mailles de 45 microns de côté (ni même de 25 microns pour la plupart). Ce sont en majorité des flagellates (algues unicellulaires d'environ 10 microns , capables de mouvements restreints grâce à des fouets locomoteurs) mais aussi une partie de diatomées très petites. Nous englobons l'ultraplancton (les formes les plus petites) dans cette définition .
- P_{max} : production développée pour un éclaircissement optimal ($\text{mg C/m}^3/\text{h}$). Ce chiffre qui est théoriquement celui de la production potentielle s'observe in situ à la profondeur d'éclaircissement optimal.
- P_s : production in situ pour une profondeur donnée ($\text{mg C/m}^3/\text{h}$)
- P_v : production in vitro pour un échantillon ramené d'une profondeur donnée ($\text{mg C/m}^3/\text{h}$).
- P_s/P_v max : rapport des deux paramètres précités pour le niveau où P_s était maximal , c-à-d valait P_{max} .

- I_0 : intensité lumineuse à la surface de l'eau (juste sous la surface)
- I_K : intensité lumineuse à partir de laquelle P_{max} se manifeste.
- η : coefficient d'absorption verticale moyen pour la région spectrale comprise entre 400 et 700 millimicrons (base e).

I. ECHELLES DE TEMPS

Cycles de 24 heures

Les variations nycthémerales peuvent être importantes dans les écosystèmes aquatiques . Elles se rapportent à des rythmes endogènes et/ou à des variations quantitatives .

A. Au Bassin de Chasse d'Ostende

Le rapport technique 1973/BIOL.09 (Contribution d'un dispositif de mesure automatique de production primaire potentielle à l'étude des variations nycthémerales dans le Bassin de Chasse d'Ostende) mettait en évidence un rythme de production potentielle caractérisé par un maximum dans l'après-midi. DARO (sous presse) avait également observé ce rythme à plusieurs reprises pour la concentration en chlorophylle . Des données nouvelles ont , depuis lors , permis d'approfondir les résultats du cycle du 29 mai 1973 :

A. La fig. 1 nous montre l'évolution des paramètres production potentielle, chlorophylle a corrigée et phaeophytine a au cours de ce cycle.

Le fait que la chlorophylle a varie comme la production potentielle donne à penser que le rythme observé n'est pas un rythme endogène de productivité mais bien une évolution temporelle de la biomasse ,liée soit à un déplacement latéral des masses d'eau , soit à un facteur de mortalité (mortalité naturelle ou grazing) . Le pic de phaeophytine important qui vient remplacer celui de chlorophylle fait penser à un phénomène de mortalité .De plus , il y a lieu de supposer que cette mortalité serait surtout due au grazing par le zooplancton du fait que la déplétion est maximale pendant la nuit et que l'activité du zooplancton est connue pour être surtout nocturne.

B. Connaissant certains paramètres (lumière utile ,coefficient d'absorption de l'eau , rapport Production potentielle/Chlorophylle , I_K , P_s/P_v max), il a été possible de calculer à partir d'une valeur initiale de production potentielle (au lever du soleil) la courbe théorique de production potentielle sans mortalité . La fig. 2 nous montre cette courbe et la courbe réelle . L'incrément de biomasse implique une production de 3330 mg C/m²/jour pour le cas sans mortalité. Avec mortalité ,on observe un incrément maximal de 1890 mg C/m² entre 4 h et 18 h ,mais l'incrément journalier est nul ou négligeable , ce qui suppose une évolution très lente de la biomasse phytoplanctonique au cours de la période considérée (mai).Ceci éclaire les travaux précédents (PODAMO) où on expliquait déjà par le grazing le fait que la production se maintienne à un faible niveau pendant le mois de mai au Bassin de Chasse d'Ostende.

C. Calcul des mortalités et productions au cours de la journée.

Les mortalités ont été calculées par incréments de 30 minutes de la

manière suivante : B_0 = biomasse (déduite de la production potentielle) au temps zéro

B_1 = idem théorique au temps 1 , résultant de l'activité photosynthétique ($B_0 + \Delta B$)

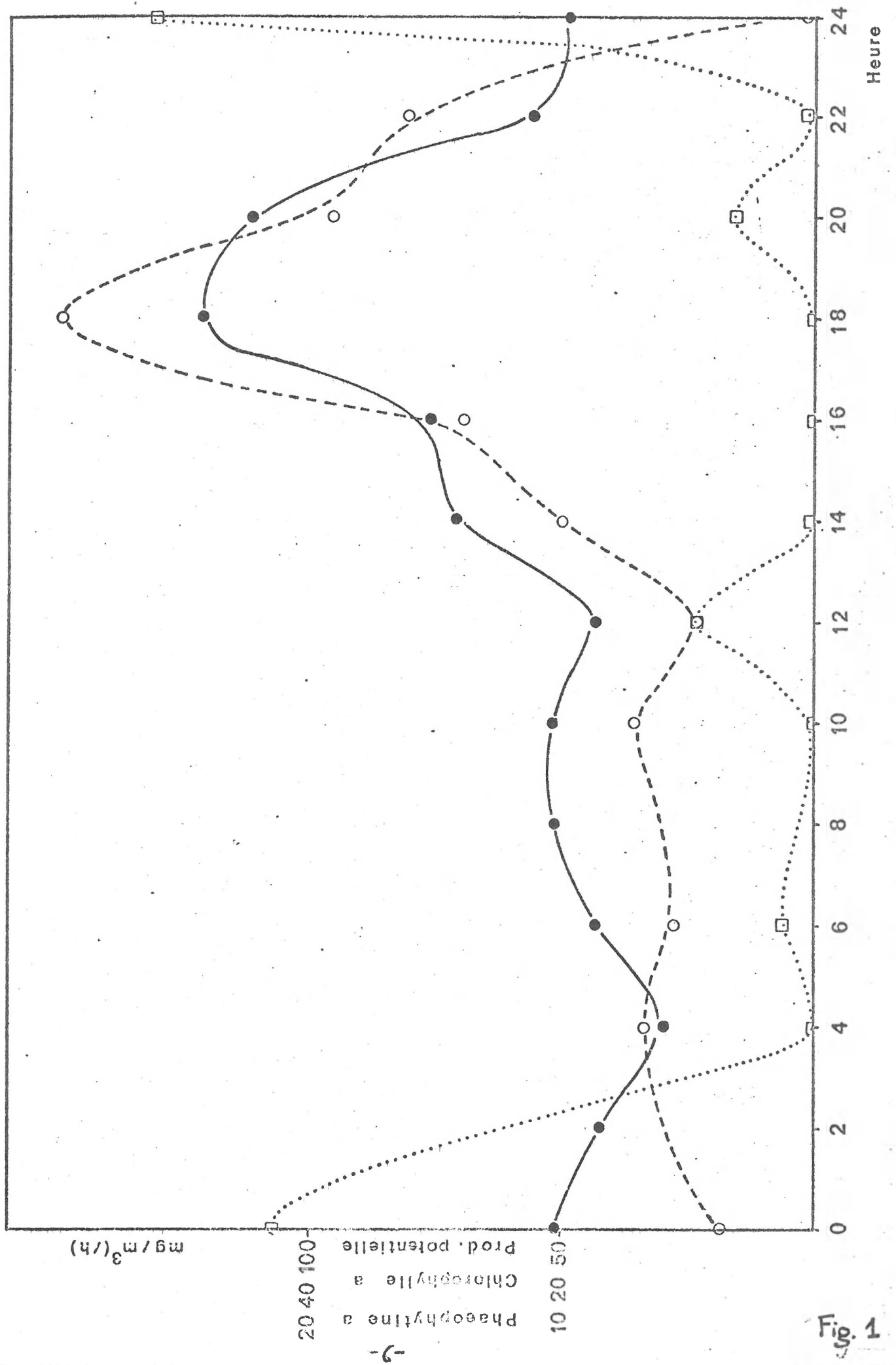


Fig. 1

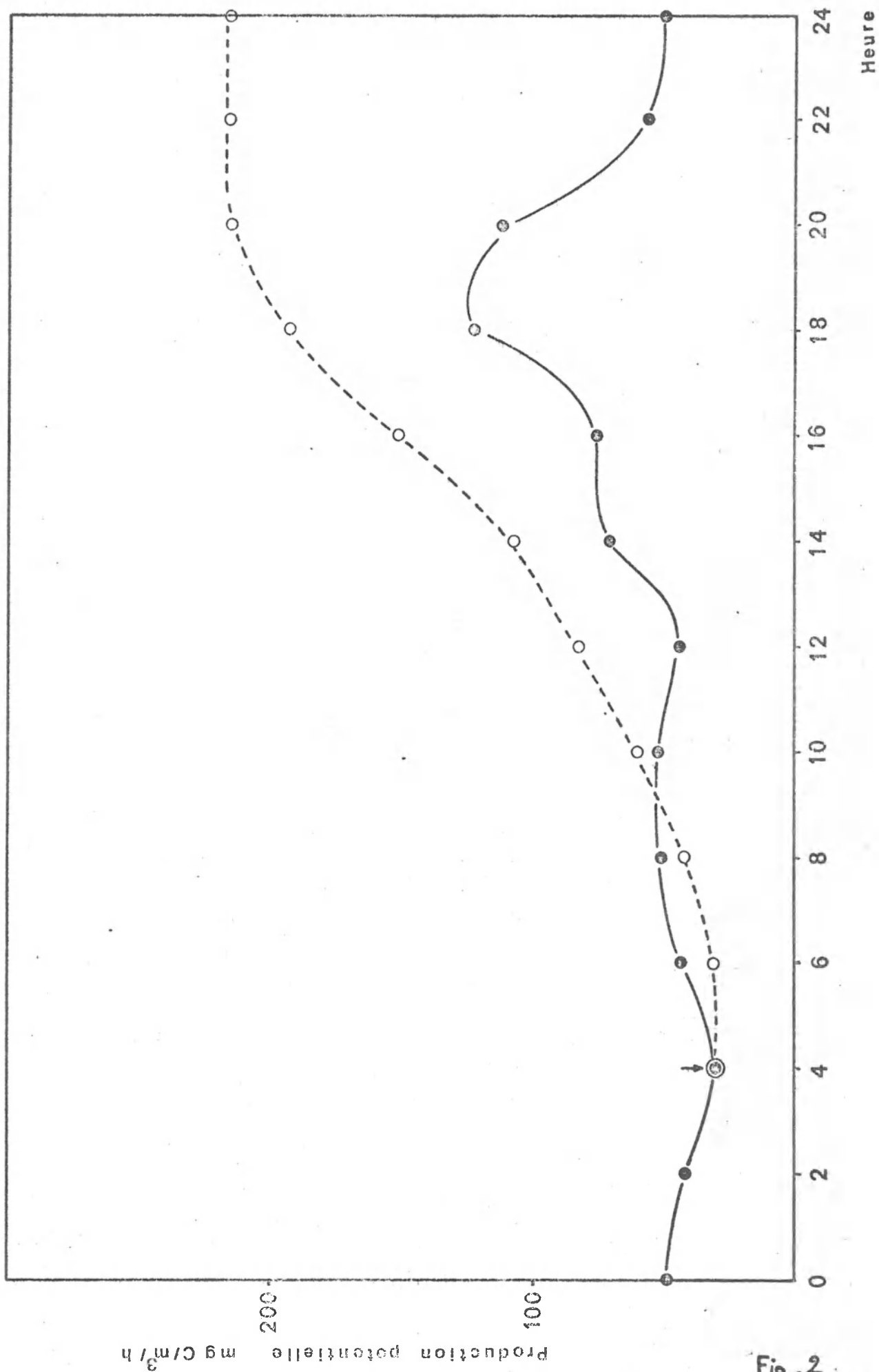


Fig. 2

B_1 = biomasse effective au temps 1

d'où mortalité = $B_1 - D_1$,

Les histogrammes de la fig. 3 montrent la balance production-mortalité au cours du temps (mg C/m²/30 min.). Le facteur de mortalité s'exerce tout au long de la période éclairée dans une proportion qu'on a estimé être environ 30 % de la production (sur un modèle "smoothé"). Il est toutefois nettement plus important la nuit (surtout de 20 à 22 h). Le bilan des mortalités est de 1577 mg C/m²/jour. Il équilibre parfaitement celui de la production.

Il est intéressant de noter qu'il y a plusieurs périodes de mortalité au cours du jour et que, de même, il y a plusieurs pics de phaeophytine qui semblent leur succéder. Ceci va dans le sens d'une confirmation de la validité de notre raisonnement pour le calcul des mortalités.

D. Cet exemple révèle la faiblesse des modèles de production qui sont trop statiques. En effet, le calcul de production journalière basé sur une seule mesure de production potentielle ne tient nullement compte de la nature évolutive de cette grandeur (ne fut-ce que par l'effet de sa propre activité). Ainsi, le calcul de la production de C/m²/jour pour le Bassin de Chasse, le 29 mai 1973, fait à partir d'une mesure de production potentielle ~~unique~~ (ou in situ) unique sur des échantillons pris à 12 h, donne le chiffre de 240 mg de C. Cette valeur est assez éloignée de l'incrément maximum mesuré (1890 mg) et encore plus de l'incrément maximum théorique (3330 mg).

On peut penser toutefois que cet effet est amplifié dans le Bassin de Chasse d'Ostende où, la profondeur étant faible (1 mètre environ, ce qui correspond à la plage saturée du profil vertical de photosynthèse), toute la biomasse participe intensivement à la production et tout incrément de biomasse donne lieu à une production accrue.

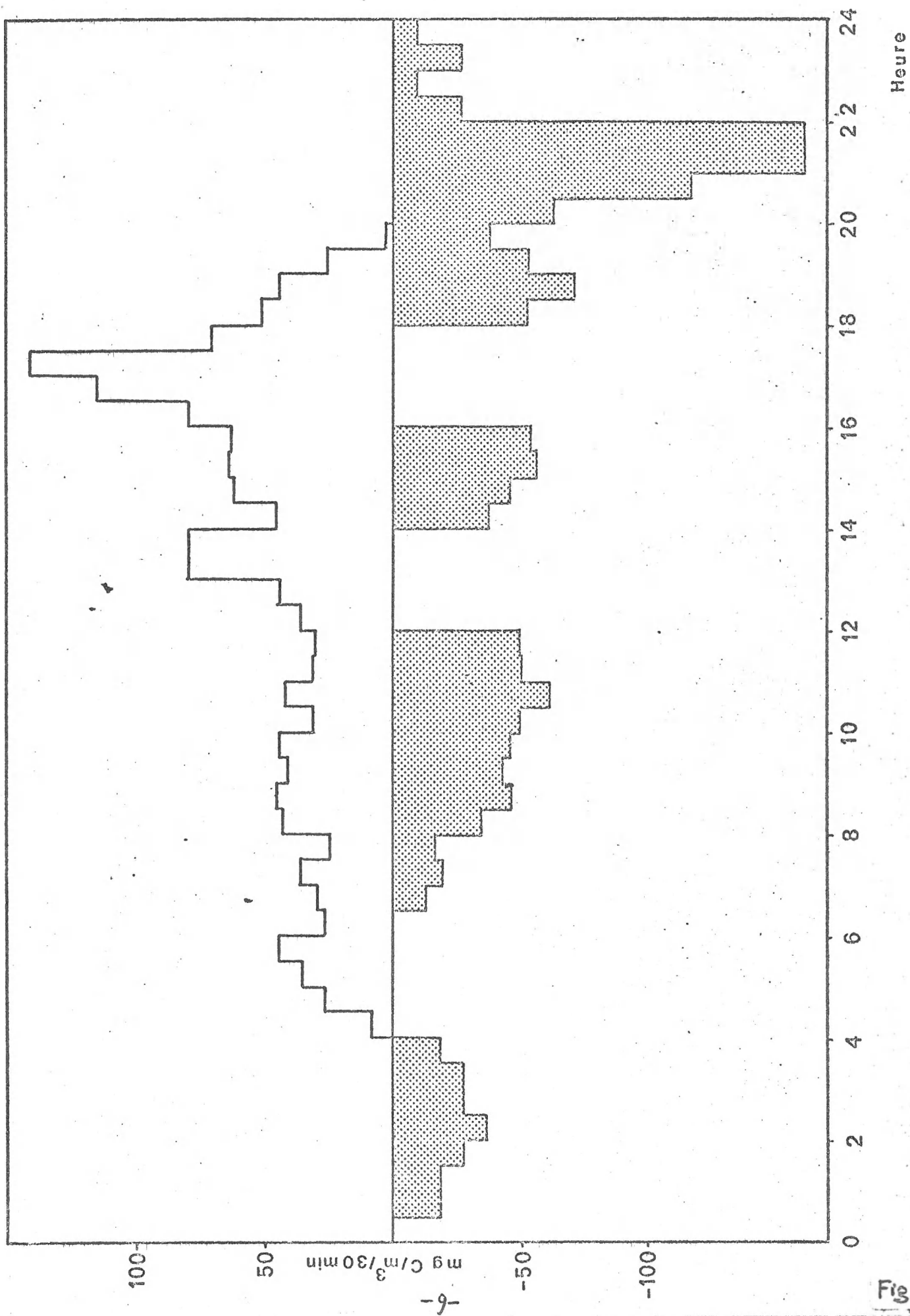


Fig. 2

B. En mer du Nord

En mer du Nord , les courants de marée compliquent l'étude des variations nycthémérales . Pour bien faire , il faudrait rester dans la même masse d'eau en dérivant , mais cela n'est guère possible.

On a déjà vu (rapport de synthèse 1972) que le facteur de variation introduit par un changement de marée valait en moyenne 1.4 .

Station 16 , le 8 mai 1973

Parmi les observations échelonnées de 2 en 2 heures , celles faites au point 16 (8.5.73) sont parmi les plus significatives (fig. 4). Le facteur de variation y vaut 9 .

On peut avancer deux hypothèses pour expliquer ce cycle :

1) variation de biomasse liée au déplacement des masses d'eau.

On voit que la variation de production potentielle (et de chlorophylle) est en phase avec les courants de marée : le maximum de production potentielle (15.5 mg C/m³/h) est enregistré à l'étale de marée haute (aussi le 9.5.73 ou l'étale HW=12h23 et la production potentielle à 12h15 =14.6 mg C/m³/h).

2) variation de biomasse liée au cycle journalier de production et mortalité .

Cependant , le deuxième maximum (étale HW de 23h51) n'est pas du tout annoncé par la dernière mesure (22 h) mais peut-être bien par l'avant-dernière (20h). Si ce 2ème maximum n'apparaît pas ou reste faible par rapport au premier , on a l'indication d'un mécanisme nycthéméral de production-mortalité comme celui qui est discuté pour le Bassin de Chasse , et dont ces deux mécanismes peuvent être simultanés , les hypothèses ne s'excluant pas .

Station 1 , le 24 janvier 1973 (fig. 5)

Les variations observées lors de ce cycle sont les plus faibles (facteur de 1.4) . Le mouvement des masses d'eau en ce point était très complexe et ne suivait absolument pas les prévisions . D'autre part , étant en hiver, les mécanismes de production (et peut-être de mortalité) sont très ralentis.

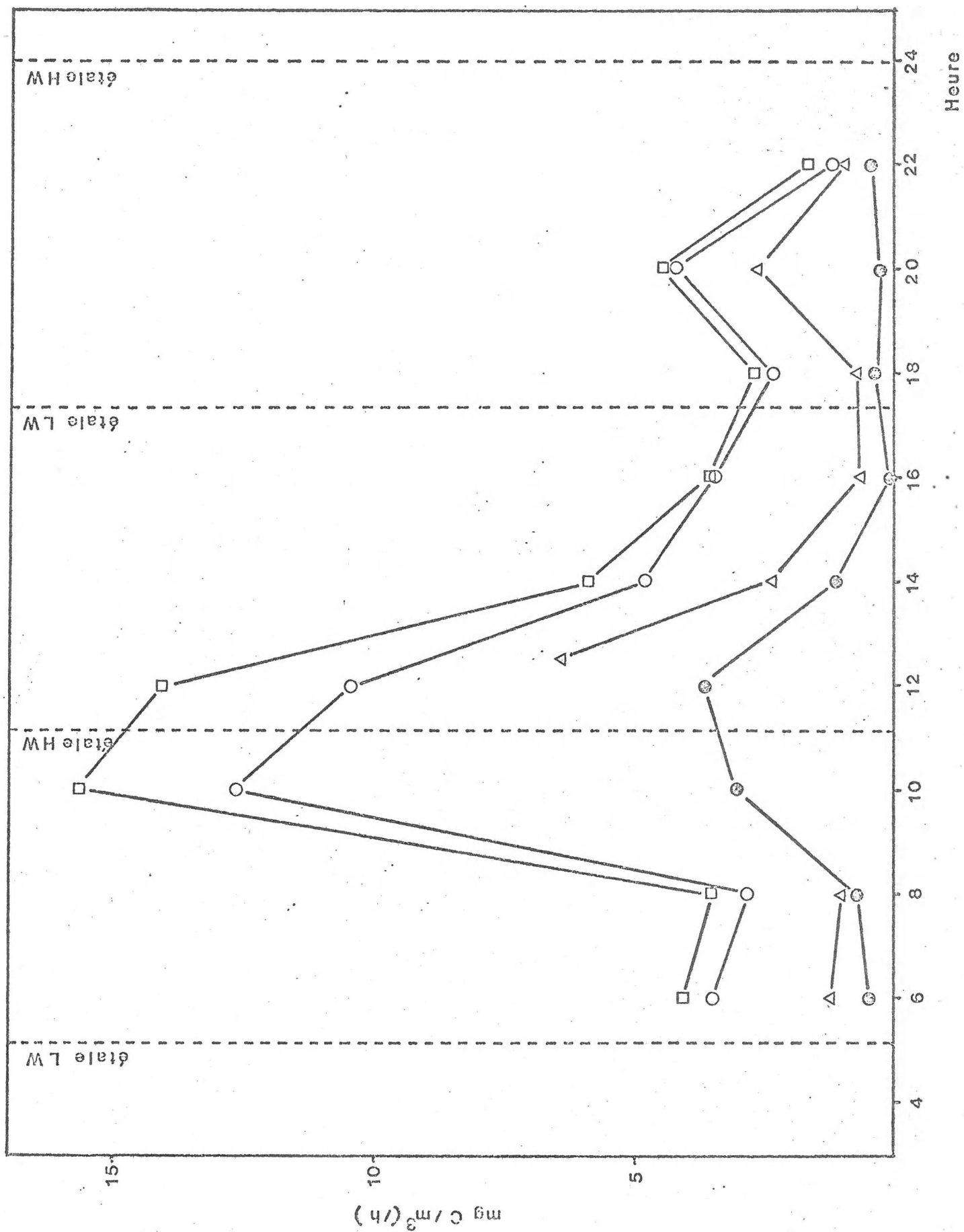
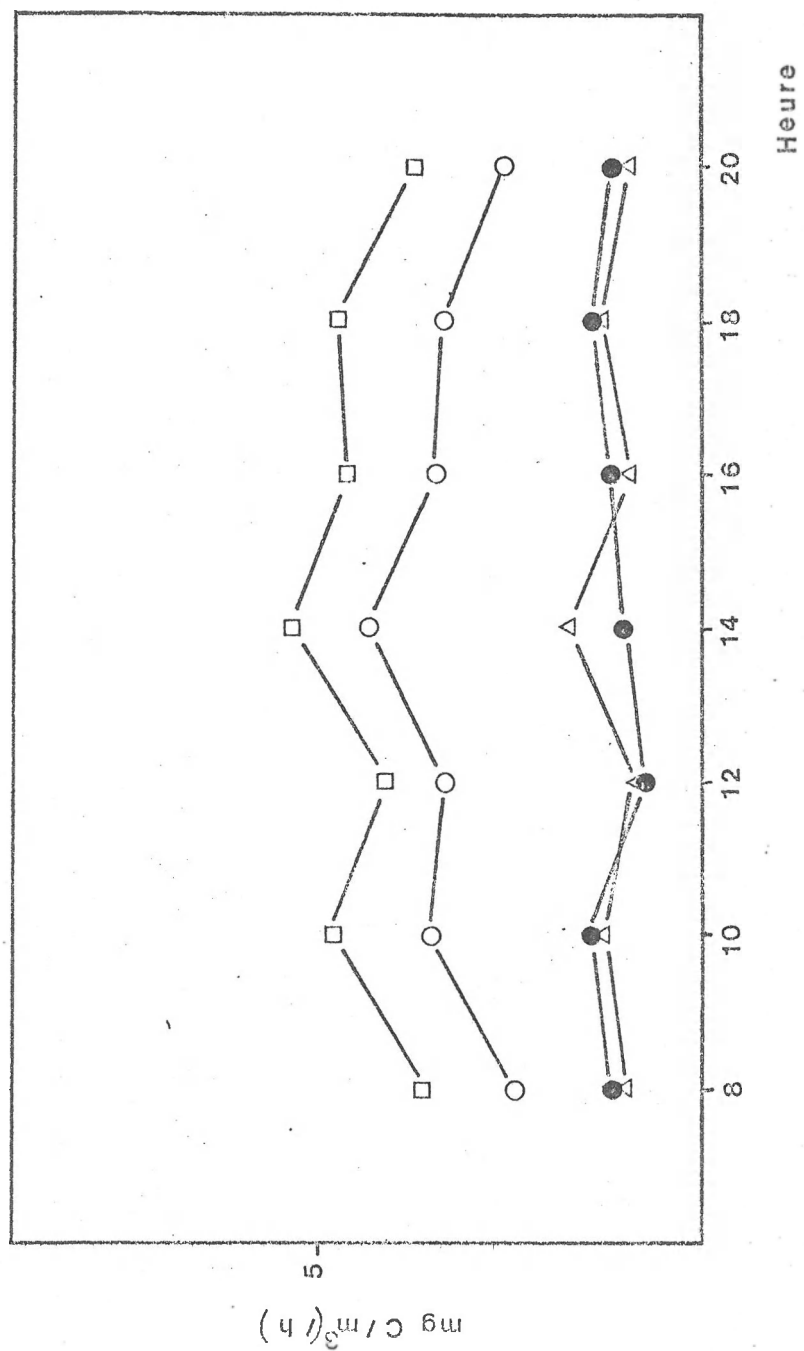


Fig.4



Station 14 , les 9-10-11 janvier 1973

Bien que peu nombreuses les mesures mettent en évidence un pic journalier qui apparaît respectivement à 13h, 13h30 et 14 h . La variation est probablement liée à la marée . Le facteur de variation est de 1.5 .

Stations 6(70673) et 14(130673)

Les résultats sont encore à l'étude.

Stations fixes d'une semaine

Dans l'ensemble , les résultats des mesures poursuivies au même endroit pendant une semaine sont décevants . On n'a pas pu dégager d'évolution significative de la production phytoplanctonique pendant ce laps de temps qui est manifestement trop court . D'autre part, on ne peut attribuer avec certitude à une évolution du phytoplancton plutôt qu'au déplacement des masses d'eau (courant résiduel) les tendances qui parfois apparaissent.

Evolution au cours de l'année

Notre information sur ce point est très fragmentaire , les intervalles séparant les croisières ayant été trop longs (2 mois en moyenne). Pour se faire une idée de l'évolution saisonnière , il a également fallu faire appel à d'autres sources d'information.

A. Résultats du réseau G.I.F.S. (fig. 6)

Les années 1971 et 1972 ont fourni des résultats trop espacés que pour permettre de dessiner une évolution saisonnière. Par la suite cependant, grâce aux données de 1973 , on a pu décrire que les valeurs obtenues en

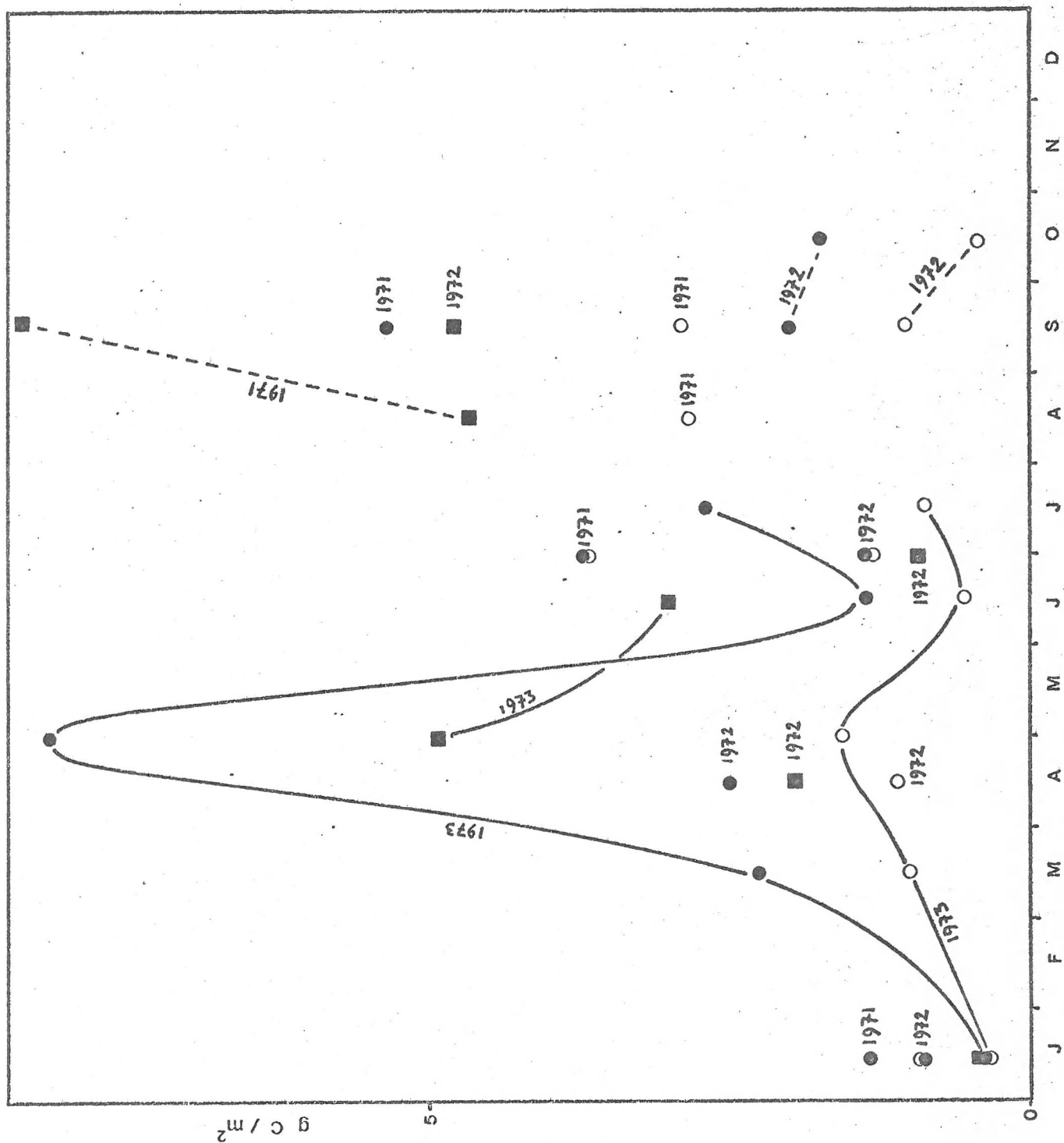


Fig. 6

août et septembre s'inscrivaient probablement dans un pic de production automnal , fréquemment décrit dans la littérature .

La pauvreté de notre information nous a incité à intercaler pour 1973 des petites croisières rapides entre les grandes campagnes (mars , juillet). Ceci nous a effectivement permis de mieux comprendre l'évolution du phytoplancton dans la zone étudiée (fig. 6).

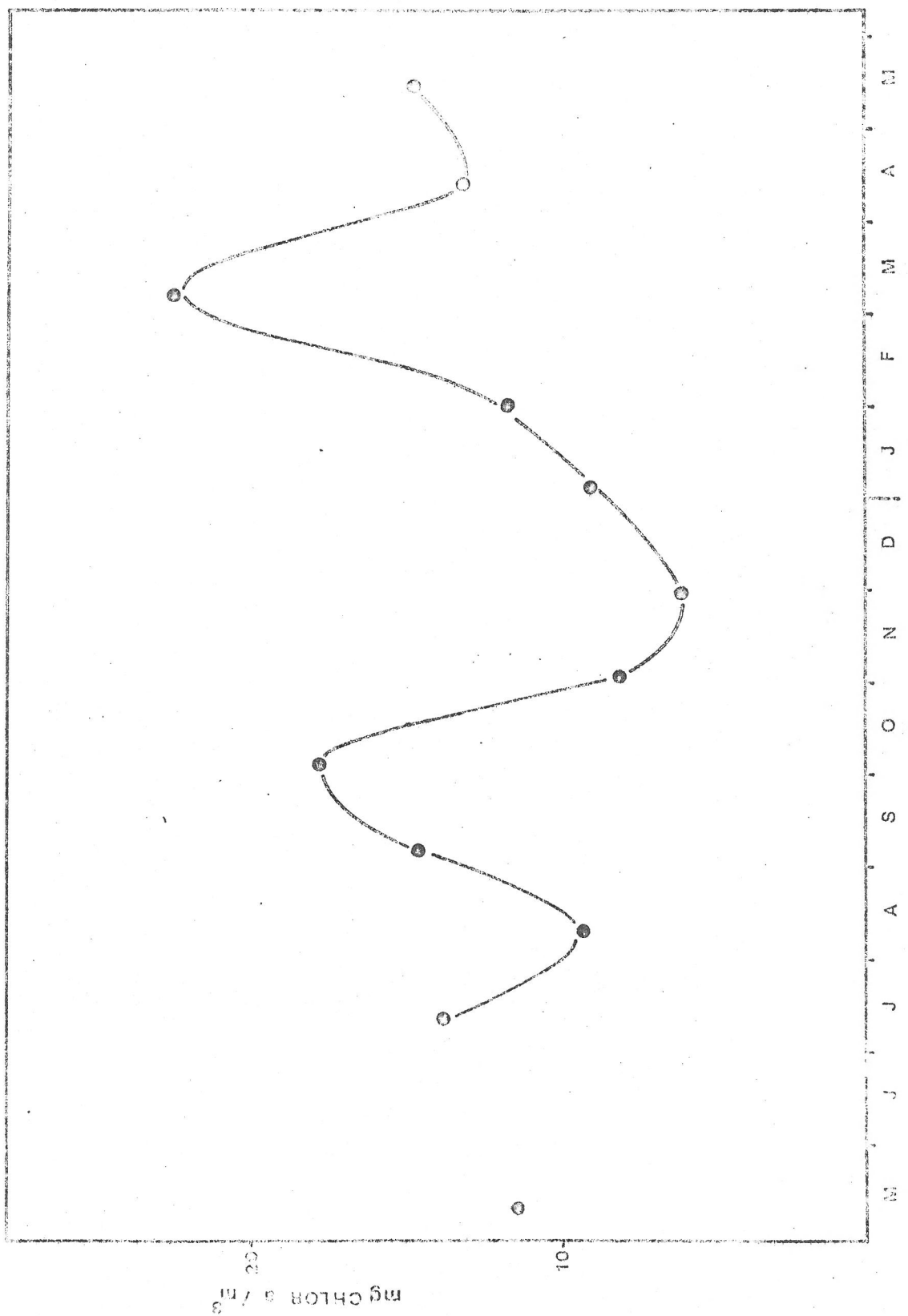
On voit aussi que l'amplitude des variations au large (zone 2) est fortement réduite par rapport à ce qui se passe près des côtes . Cette évolution reste par ailleurs synchrone.

B. Résultats de Lowestoft . Campagnes du Corella

Mme A.Lincoln-Houghton nous a aimablement communiqué les résultats des campagnes de 1968 , qui sont espacées de 20 jours et couvrent notamment notre zone d'étude. Pour notre zone 1-Nord , l'évolution de la biomasse phytoplanctonique passe du simple au décuple de janvier à fin mars , mais le niveau reste élevé (quintuple) jusqu'à la fin mai . D'autre part , la distinction entre zone 1-Sud et zone 1-Nord apparaît très clairement dans cette étude où les isoplèthes de fluorescence chlorophyllienne et de turbidité semblent souvent prolonger l'Escaut le long de la côte belge au Sud, et appartenir à un système différent au Nord.

C. Résultats des croisières T.W.O.Z. (programme Lombartzijde)

Les sorties mensuelles faites en 1971 et 1972 fournissent des chiffres de teneur en pigments chlorophylliens pour une petite zone située en face de la crique de Lombartzijde (dans notre zone 1-Sud). Ce travail a été réalisé par DE PAUW et publié dans un rapport technique . La fig. 7 nous donne l'évolution des valeurs (chlorophylle a + phaeopigments) pour ce réseau. On a pu saisir ici le pic automnal de 1971 et le pic printanier de 1972.



En conclusion , l'évolution saisonnière avec alternance de pics (printemps et automne) et de creux (été et hiver) semble bien établie . Ces périodes remarquables fluctuent légèrement d'une année à l'autre :

maximum printanier de 1968 : fin mars et se prolongeant jusqu'en mai

1972 : mars |

1973 : avril-mai

Les variations sont très fortes près de la côte et moins sensibles au large.

Un mois semble être l'intervalle maximum nécessaire pour étudier valablement l'évolution globale du phytoplancton.

En termes de production , les variations saisonnières sont quelques peu modifiées en fonction de l'évolution du rayonnement solaire au cours de l'année : de décembre à juin , l'augmentation de l'insolation fait que l'accroissement de la production journalière est plus rapide que celui de la biomasse correspondante et aussi qu'une diminution de cette biomasse se traduit par une chute de production moins rapide . Après juin , ces tendances sont inversées.

II. TRANSFERT D'ENERGIE AU PREMIER NIVEAU TROPHIQUE

Valeurs moyennes par zones et par croisières

A. Calcul de l'énergie radiante disponible pour la photosynthèse du ----- phytoplancton (P.A.R. = photosynthetically available radiation) -----

a. Energie incidente

Les enregistrements continus de rayonnement solaire global faits à la station météorologique de Den Haan pendant les années 1971 et 1972 nous servent pour le calcul de l'énergie incidente dans la partie SE de la Mer du Nord .

On a estimé les pertes par réflexion à la surface à environ 10 % (cf Sauberer 1962).

Enfin, on n'a considéré que la fraction de rayonnement utile pour la photosynthèse (400-700 nm), soit 46 % du rayonnement global.

Les moyennes mensuelles exprimées en Kcal/m²/jour sont présentées dans la table I .

b. Pénétration de l'énergie lumineuse dans l'eau

1. Les mesures de transmission faites dans la région spectrale verte grâce à un photomètre immersible , ont été complétées depuis 1973 par des mesures faites dans les régions rouge et bleue . On peut admettre que le pourcentage de transmission (%/m) moyen correspondant au domaine spectral de 400-700 nm est raisonnablement approché par la formule suivante : $T \% = 1/3 (T_{\text{rouge}} \% + T_{\text{vert}} \% + T_{\text{bleu}} \%)$.

(Aberg, 1943 ; Vollenweider 1959). On peut en déduire un coefficient d'absorption moyen $K = -\ln 100 - \ln T$. Ce coefficient permet de calculer la profondeur de la couche euphotique (jusqu'à 1 % de l'irradiance en surface)

Les résultats moyens de profondeur de couche euphotique pour les différentes zones et croisières apparaissent dans la table II .

	Journée moyenne (Joules/cm ²)	- 10 %	46 %	Kcal /m ²
Janvier	224	200	92	219
Février	453	400	184	438
Mars	947	850	391	930
Avril	1276	1150	529	1259
Mai	1703	1530	658	1566
Juin	1849	1660	763	1815
Juillet	1890	1700	782	1861
Août	1475	1330	612	1456
Septembre	1228	1100	506	1204
Octobre	741	670	308	733
Novembre	294	260	119	283
Décembre	207	180	83	197

Table I Irradiances moyennes pour les mois des années 1971 et 1972

Période	Zone	Biomasse (mg)			Profondeur		η	Production (mg C/m ² /jour)
		(1)	(2)	(3)	(1)	(2)		
Janvier 71	1S	2.00	1350	225	15	2.5	1.72	96.
Juin-juillet 71	1S	5.56	3753	500	15	2	2.43	642
	2	2.36	3717	1593	35	15	0.30	722
Août 71	1N	5.18	4662	1515	20	6.5	0.69	1842
	2	1.82	2866	1883	35	23	0.20	953
Septembre 71	1S	7.93	5352	1070	15	3	1.66	700
	1N	11.91	10719	3215	20	6	0.80	1500
	2	1.80	2835	1539	35	19	0.26	732
Janvier 72	1S	1.34	904	150	15	2.5	1.84	52
	1N	0.50	450	337	20	15	0.30	155
	2	0.60	945	351	35	13	0.36	129
Avril 72	1S	3.64	2457	655	15	4	1.15	315
	1N	2.16	1944	534	20	5.5	0.86	334
	2	0.71	1118	607	35	19	0.25	332
Juin-juillet 72	1S	2.04	1377	1010	15	11	0.42	716
	1N	1.05	945	945	20	20	0.20	730
	2	0.84	1323	1323	35	35	0.17	567
Septembre 72	1S	2.98	2011	603	15	4.5	0.99	380
	1N	5.35	4815	1444	20	6	0.76	575
	2	0.68	1071	520	35	17	0.28	508
Octobre 72	1S	2.62	1768	648	15	5.5	0.82	488
	1N	2.79						
	2	0.55	445	439	35	18	0.26	439
Janvier 73	1	0.61	411	137	15	5	0.96	118
	2	0.25	392	157	35	14	0.32	120

Table II

Avril 73	1S	12.10	8167	1361	15	2.5	1.87	405
	1N	5.47	4922	1722	20	7	0.67	626
	2	0.99	1557	400	35	9	0.52	247
Juin 73	1S	1.99	1342	223	15	2.5	1.84	340
	1N	3.35	3014	2411	20	16	0.29	1325
	2	0.34	535	352	35	23	0.20	109

Table II (suite)

Biomasse 1 = chlorophylle a active /m3

2 = idem converti en mg C/m2 (de la surface au fond)

3 = " " " " (de la surface à 1% d'irradiance)
=biomasse impliquée

Profondeur 1 = profondeur moyenne en mètres de la surface au fond

Profondeur 2 = idem jusqu'à 1% d'irradiance (=épaisseur de la couche euphotique)

D'autre part, on a vu que le coefficient d'absorption mesuré dans la région verte du spectre (années 1971 et 1972) est lié au coefficient moyen par la relation $\mu = \mu_{\text{vert}} \times 1.27$, ce qui a permis de reconsidérer et d'utiliser les anciennes mesures.

2. L'énergie disponible pour le phytoplancton est absorbée dans la colonne d'eau (loi de Lambert) de telle sorte que dans les limites de la couche euphotique, environ 25 % de l'énergie incidente utile sont accessibles au phytoplancton (25 % = valeur moyenne du niveau énergétique entre 100 % et 1 %). Lors des calculs d'efficacité de transfert, cette valeur est utilisée pour apprécier l'efficacité de la transformation au niveau du phytoplancton. Dans d'autres calculs, on emploie l'énergie incidente globale et alors l'efficacité se rapporte à l'écosystème pris comme un tout.

B. Paramètres de production et efficacités

a. Globalisation des résultats par zones et croisières

Le principe des zones, établi par Elskens 1972, s'étant avéré valable pour une série importantes de paramètres, nous avons calculé les moyennes de production et de biomasse pour ces zones et par croisière (Table III).

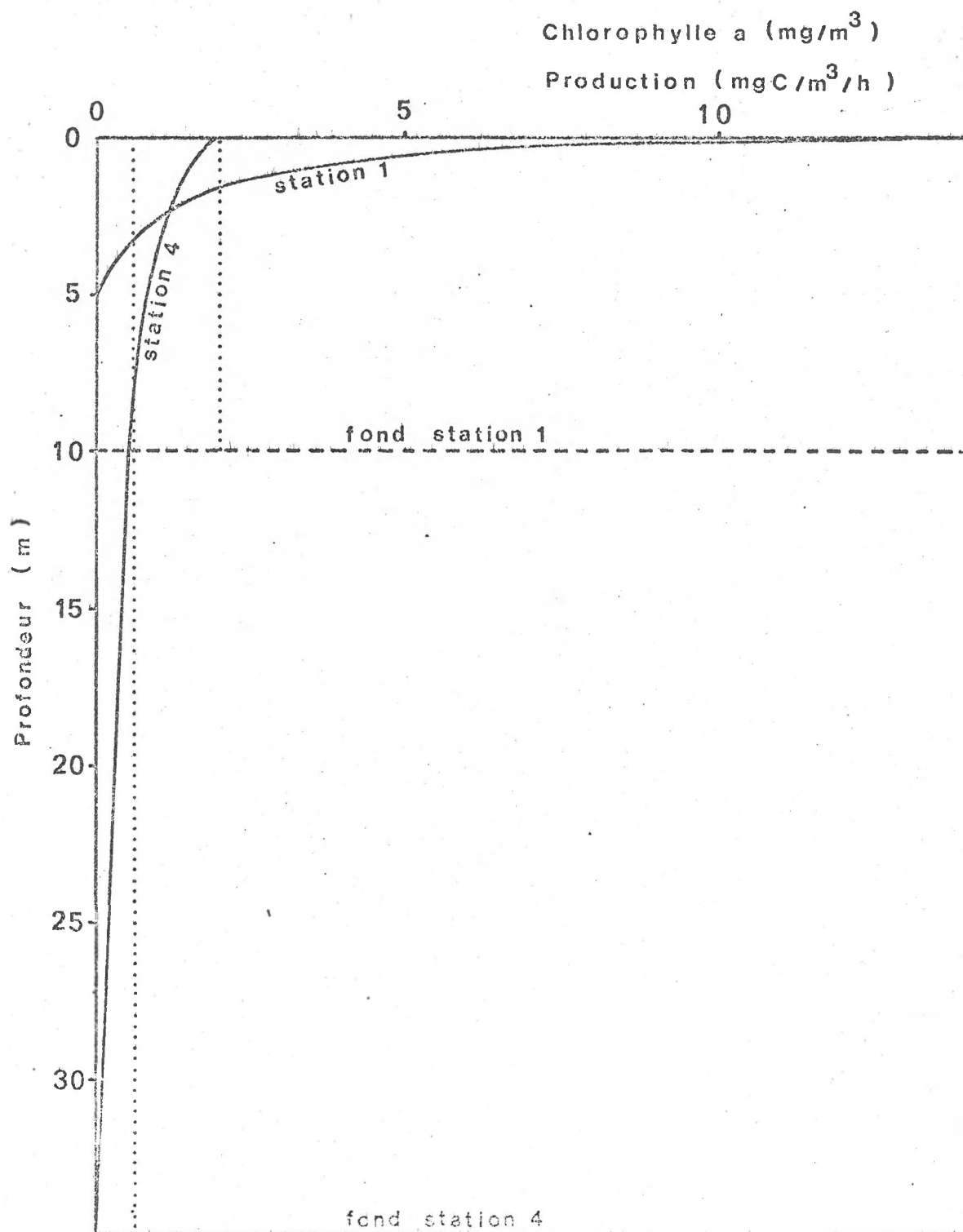
La distinction entre zone 1 (Est) et 2 (Ouest) a été maintenue telle quelle, mais on a ajouté une division entre N et S pour la zone 1.

La frontière se situe au niveau du delta.

b. Calculs de transfert et d'efficacité au niveau du phytoplancton

1. Exemple de deux stations étudiées à la même époque mais situées dans des zones différentes.

La fig. 8 nous montre deux situations très différentes, typiques des deux zones E et O.



Station 1 du 111072 :

énergie utile : $197000 \text{ cal/m}^2/\text{j}$
production : $336 \text{ mg C/m}^2/\text{j} = 3360 \text{ cal/m}^2/\text{j}$
taux global de transfert : $(3360 \times 100)/197000 = 1.70 \%$
biomasse impliquée (jusque 5 m) : $1.92 \text{ mg chl./m}^3 = 4320 \text{ cal/m}^2$
biomasse totale (jusque 10 m) : 8640 cal/m^2
efficacité du transfert par Kcal de biomasse impliquée : 0.40%
efficacité du transfert par Kcal de biomasse totale : 0.20%

Station 4 du 121072 :

énergie utile : $152000 \text{ cal/m}^2/\text{j}$
production : $534 \text{ mg C/m}^2/\text{j} = 5340 \text{ cal/m}^2/\text{j}$
taux global de transfert : $(5340 \times 100)/152000 = 3.51 \%$
biomasse impliquée (jusque 35 m) : $0.58 \text{ mg chl./m}^3 = 9135 \text{ cal/m}^2$
biomasse totale (jusque 35 m) : 9135 cal/m^2
efficacité du transfert par Kcal de biomasse impliquée : 0.38%
efficacité du transfert par Kcal de biomasse totale : 0.38%

Les taux globaux de transfert ne nous apprennent pas grand chose. En effet, les éclaircissements restant fort semblables d'une station à l'autre au cours d'une même croisière, ils reflètent surtout les taux de production observables en ces stations.

Les chiffres d'efficacité par unité de biomasse sont plus révélateurs. On voit que dans une station côtière, le phytoplancton semble ne participer qu'en partie à la photosynthèse, la zone euphotique ne s'étendant pas jusqu'au fond. En fait, il y participe bien puisque les eaux sont continuellement brassées. Dès lors, l'efficacité du système est plus faible au point côtier puisque le phytoplancton "travaille part-time". Par-contre, le calcul du transfert par Kcal de biomasse impliquée révèle que l'efficacité intrinsèque du phytoplancton est similaire. Ce chiffre est à comparer avec le chiffre de productivité calculé à partir de la production potentielle.

Ces observations s'étendent à la comparaison des zones au cours des trois années : on remarque une efficacité de transfert par Kcal de biomasse

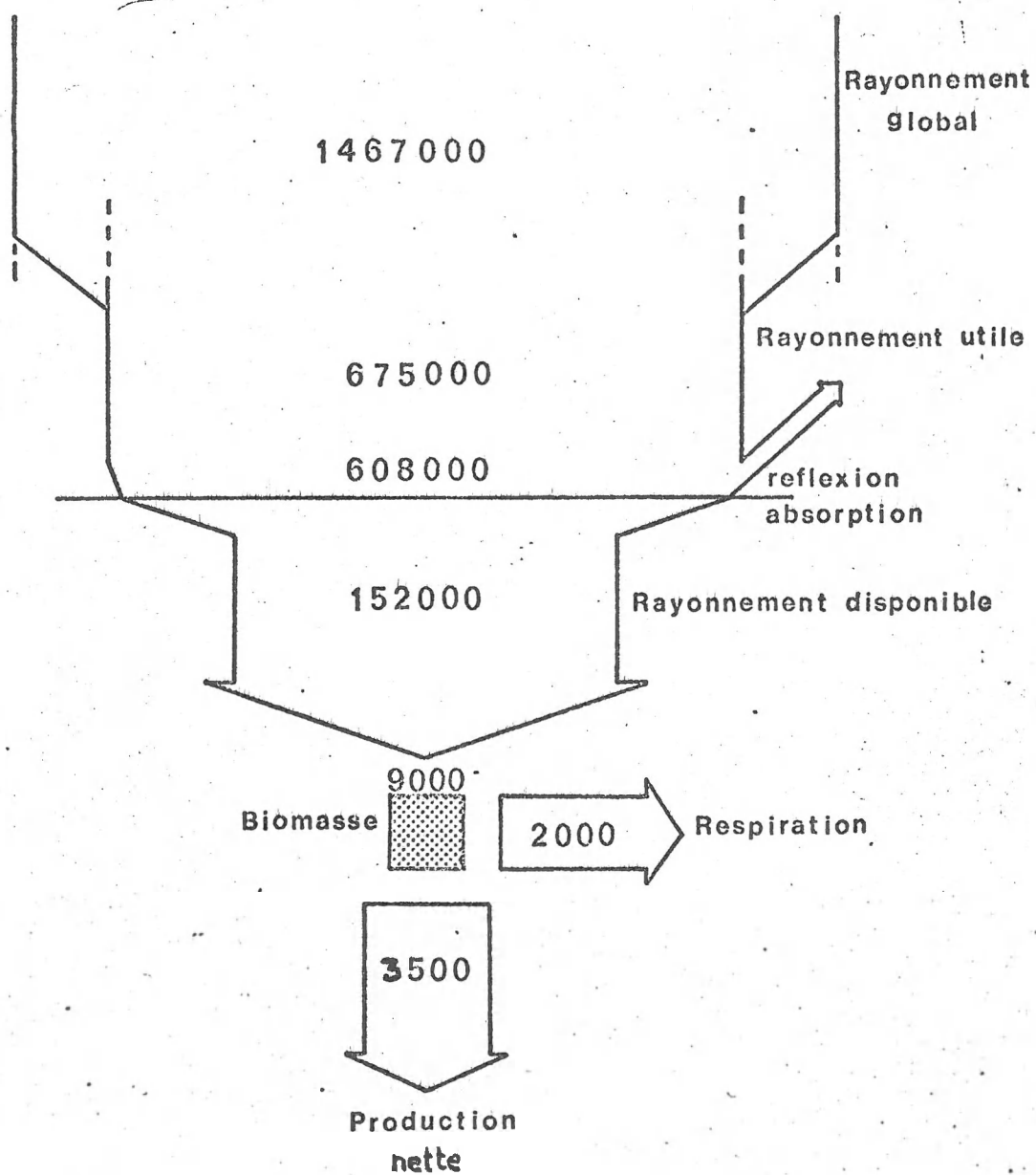


Fig. 9

impliquée en moyenne légèrement plus faible pour la zone 2 (voir table III).

Mais quand on considère les biomasses totales , les systèmes côtiers apparaissent comme étant nettement moins efficaces que les systèmes du large :

zone 1-S	:	0.11 %	en moyenne
zone 1-N	:	0.15	" "
zone 2	:	0.18	" "

Ainsi , le turn-over de la matière est presque deux fois plus important au large que près de nos côtes . La zone côtière 1-N présente des caractéristiques intermédiaires .

Le fait que le nanoplankton soit dominant au large n'est donc pas le facteur le plus important dans ce découplage mais peut parfois le renforcer singulièrement (ex : septembre 1972).

Période	Zone	Production	Biomasse impliquée	Energie utile	Efficience	Efficience /Kcal	
						(1)	(2)
Janvier 71	1S	960	2250	52000	1.85	0.82	0.13
Juin- Juillet 72	1S	6420	5000	440000	1.46	0.29	0.03
	2	7220	15930	440000	1.64	0.10	0.04
Août 71	1N	18420	15150	349000	5.28	0.35	0.11
	2	9530	18830	349000	2.73	0.14	0.09
Sept. 71	1S	7000	10700	289000	2.42	0.22	0.04
	1N	15000	32150	289000	5.19	0.16	0.04
	2	7320	15390	289000	2.53	0.16	0.08
Janv. 72	1S	520	1500	52000	1.00	0.66	0.11
	1N	1550	3370	52000	2.98	0.88	0.66
	2	1290	3510	52000	2.48	0.70	0.26
Avril 72	1S	3150	6550	302000	1.04	0.15	0.04
	1N	3440	5340	302000	1.11	0.20	0.05
	2	3320	6070	302000	1.10	0.18	0.09
Juin- Juillet 72	1S	7160	10100	440000	1.63	0.16	0.11
	1N	7300	9450	440000	1.66	0.17	0.17
	2	5670	13230	440000	1.29	0.10	0.09
Sept. 72	1S	3800	6030	289000	1.31	0.21	0.06
	1N	5750	14440	289000	1.99	0.13	0.04
	2	5080	5200	289000	1.76	0.34	0.16
Oct. 72	1S	4880	6480	176000	2.77	0.42	0.15
	2	4390	4390	176000	2.49	0.56	0.55
Janv. 73	1S	1180	1370	52000	2.27	1.65	0.55
	2	1200	1570	52000	2.31	1.47	0.58

Table III

Avril 73	1S	4950	13610	302000	1.34	0.10	0.01
	1N	6260	17220	302000	2.07	0.12	0.04
	2	2470	4000	302000	0.82	0.20	0.05
Juin 73	1S	3400	2230	435000	0.78	0.35	0.05
	1N	13250	24110	435000	3.05	0.12	0.10
	2	1090	3520	435000	0.25	0.07	0.04

Table III (suite)

Tous les paramètres ont été convertis en gcal (1 mg de C de glucose =10 gcal).

Relations photosynthèse-lumière

La solution de Steemann Nielsen (1952) au problème du calcul de la production primaire intégrée par jour a été appliquée dans tous nos rapports depuis 1971. Nous avons par ailleurs montré qu'elle pouvait être retenue en comparant les résultats avec ceux d'incubations faites in situ (1971/72 BIOL.OI, 1972/04 BIOL.OI, 1972/05 BIOL.OI).

Nous présentons ici une solution plus analytique inspirée des travaux de Talling (1957) et de Vollenweider (1965). Outre le progrès introduit pour le calcul de la production primaire, cette solution fait ressortir pour chaque point une valeur I_K reflétant le comportement intrinsèque de la communauté algale vis-à-vis de l'énergie lumineuse fournie (la signification d' I_K est discutée plus loin).

A. Nature de la relation photosynthèse-lumière

Des études faites en laboratoire avec un incubateur à éclairage réglable illustrent fort bien ce point. La courbe de la figure 10 a été établie pour une culture de *Cricosphaera carterae*, flagellate nanoplantonique isolé dans le port d'Ostende. On distingue une phase de proportionnalité, une phase de saturation et une phase de photo-inhibition. Chaque espèce a une courbe de réponse typique. L'échantillon naturel comportant des populations mélangées présente une courbe résultante de même forme.

B. Application aux mesures en Mer du Nord

a. La première étape a été de conformer toutes les courbes expérimentales in situ (simulé) à une expression les rendant strictement comparables du point de vue de la réponse à l'intensité lumineuse.

1. Rapport production in situ / production in vitro (P_S / P_V)

Ce rapport est calculé pour une série de paires de valeurs (in vitro et in situ) se rapportant à des échantillons prélevés à 4 profondeurs (100 %, 35 %, 13 % et 4.5 % d'irradiance). Il vaut idéalement 1 pour

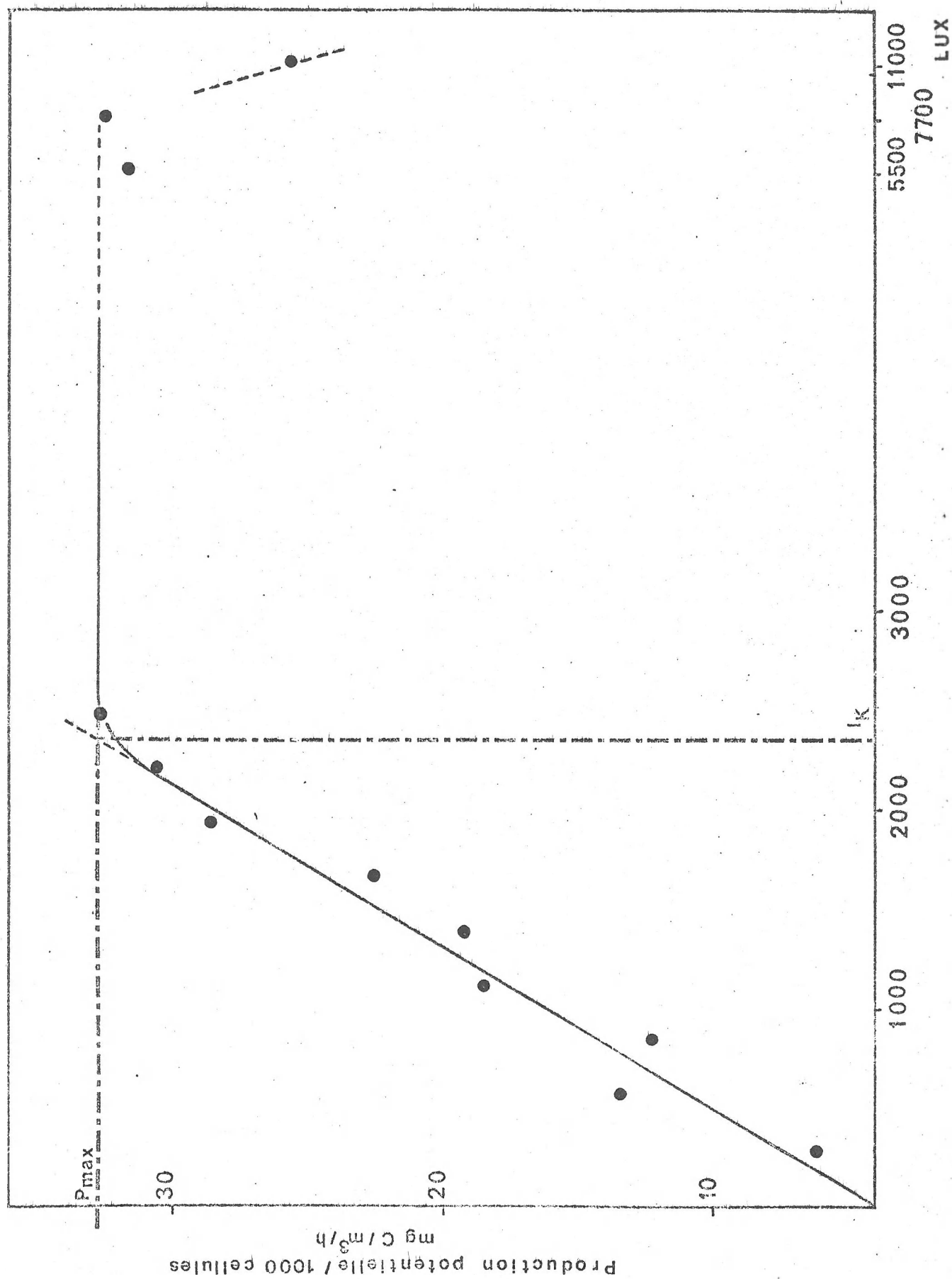


Fig. 10

la valeur in situ la plus élevée possible (P_{max}). Ceci implique que l'incubateur in vitro (10.000 lux) fournit une quantité d'énergie suffisante. Nous avons d'ailleurs largement utilisé cette hypothèse. En fait, la réalité est plus nuancée puisqu'en certaines circonstances l'incubateur in vitro fournit trop peu d'énergie et en d'autres trop.

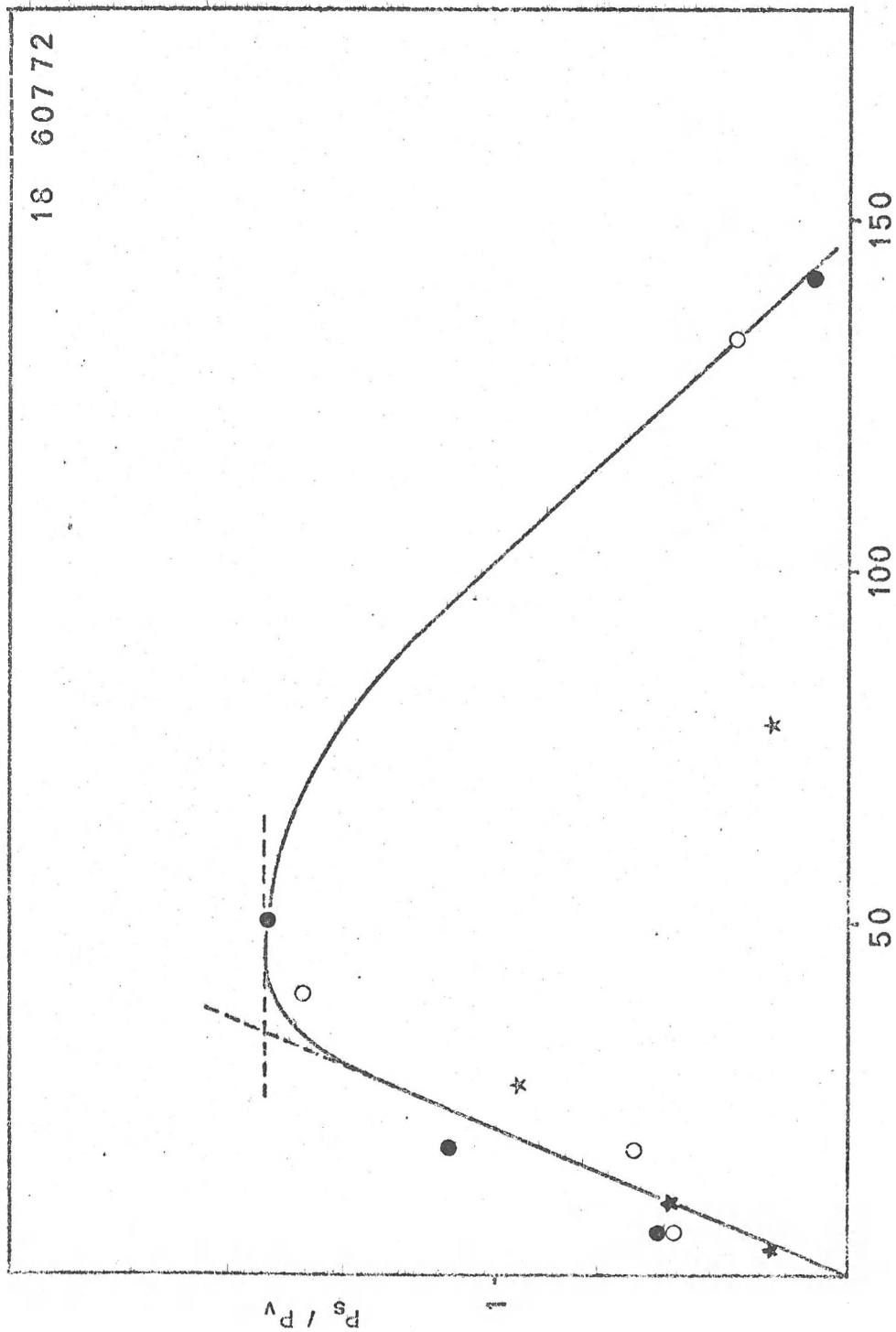
Dans la recherche graphique d' I_K , on a utilisé le rapport P_s/P_v (au lieu de P_s) pour éliminer l'effet des inhomogénéités verticales possibles (cette façon de faire ne tient cependant pas compte des effets d'adaptation aux faibles éclairagements, qui peuvent se manifester in vitro pour des échantillons pris en profondeur)

2. Intensité lumineuse ($\text{Joules}/\text{cm}^2/\text{h}$)

Les valeurs de production potentielle sont exprimées en $\text{mg C}/\text{m}^3/\text{h}$ et se réfèrent à un flux d'énergie constant. Les valeurs de production in situ devant servir à la construction d'un profil vertical à intégrer sont également exprimées en $\text{mg C}/\text{m}^3/\text{h}$. Nous avons calculé l'énergie moyenne reçue par heure en divisant l'énergie fournie aux échantillons pendant l'incubation par le temps d'incubation en heures. Les calculs d'énergie sont basés sur les enregistrements faits à Den Haan. Ils ont été faits en tenant compte de la réflexion à la surface de l'eau, de la fraction utile du spectre total et de l'absorption dans le domaine 400-700 $\text{m}\mu$.

b. Résultats

1. Les courbes ainsi obtenues sont assez constantes quel que soit le moment de l'expérience. L'exemple du point 18 (6.7.72) nous paraît concluant (fig. 11). Les points correspondant à des temps d'incubation de 2, 4 et 9 heures se superposent pratiquement. A condition qu'il y ait assez d'énergie pour que P_{max} soit atteint, une incubation in situ brève est donc suffisante pour déterminer I_K et P_s/P_v .
2. Si on décompose les résultats entre nanoplancton et netplancton on voit que le netplancton a un comportement fort différent de celui du nanoplancton. En effet, P_s/P_v max est nettement plus élevé.



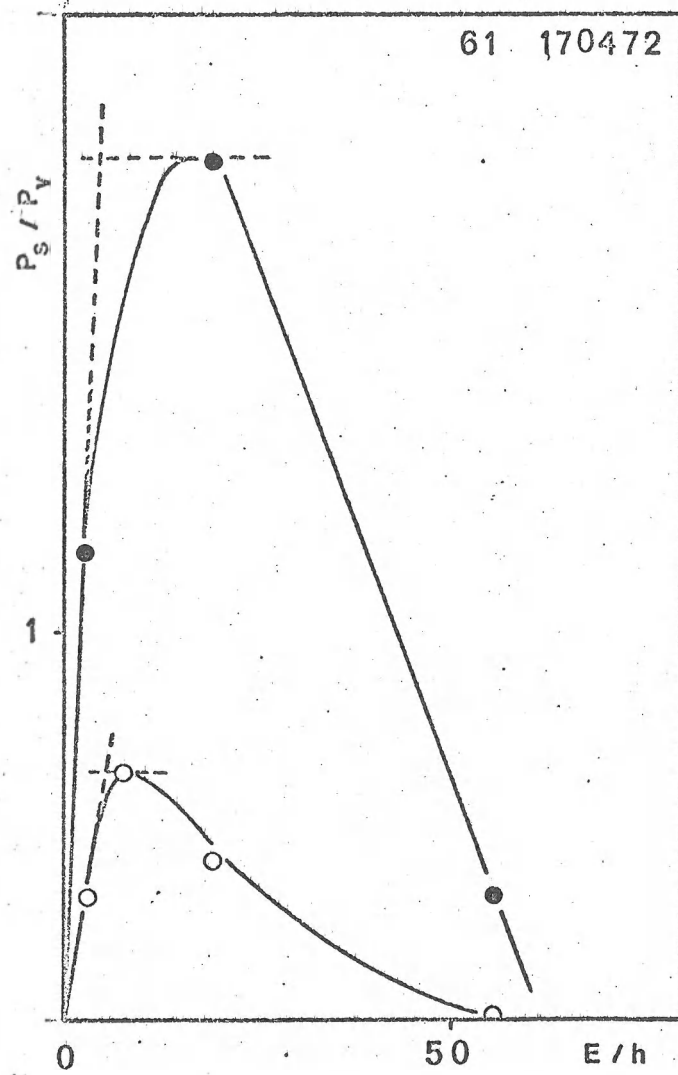
I_K également est généralement plus grand (fig. 12). Cette inégalité que nous pouvons mettre sous la forme $\frac{\text{Net s}}{\text{Net v}} > \frac{\text{Nanno s}}{\text{Nanno v}}$ est une autre forme de l'inégalité $\frac{\text{Net s}}{\text{Nanno s}} > \frac{\text{Net v}}{\text{Nanno v}}$ que nous avons mise en évidence dans le rapport de synthèse de 1972 . Les résultats des expériences de la croisière de septembre 73 permettront probablement de fournir une réponse à la question formulée alors (est-ce un effet d'incubateur ?).

La valeur pratique de cette différence -si elle correspondait réellement à une plus grande efficacité du netplancton- serait assez faible dans les cas où le netplancton est peu représenté . D'autre part , cette plus grande efficacité paraît surprenante en regard des plus faibles productivités (P/B) démontrées pour le netplancton.

3. Quelques valeurs d' I_K et de P_s/P_v en Mer du Nord.

La table IV donne ces valeurs calculées graphiquement pour une série de stations en Mer du Nord. Quelques tendances peuvent se dégager de ce tableau : 1) la constante I_K est généralement plus grande en zone 1 qu'en zone 2 ; 2) le facteur d'incubateur (P_s/P_v) est généralement plus élevé en zone 1 qu'en zone 2. Il semble que ces tendances soient liées aux abondances relatives de net- et de nanoplancton dans les diverses zones en Mer du Nord.

Une évolution saisonnière peut être esquissée (table V). Ces résultats moyens peuvent se prêter à une application généralisée du nouveau modèle aux valeurs de production potentielle . Ces résultats étant peu nombreux , il convient cependant d'envisager une telle généralisation avec prudence.



4. Signification d' I_K

Le terme I_K a été introduit par Talling (1957). C'est l'intensité lumineuse déterminée par l'intersection de la pente initiale de la courbe photosynthèse-lumière et de la tangente au plateau indiquant que le système enzymatique de la phase "sombre" de la photosynthèse est saturé (fig. 10). Bien que le mécanisme général expliquant une telle relation hyperbolique soit du type proposé par Michaëlis en 1913 (Rabinowitch, 1969) , on ne peut toutefois pas travailler avec des constantes K_S de demi-saturation ni opérer de transformations linéaires , la pente initiale étant généralement plus raide que dans l'hyperbole de Michaëlis.

On peut considérer I_K comme une mesure de l'adaptation de la communauté phytoplanctonique à la lumière (formes d'ombre et formes de lumière) et à la température .

Ainsi , on a vu que ce paramètre prend des valeurs plus faibles aux basses températures (voir Talling , 1957 et aussi nos résultats , table V). Pratiquement , une plus petite valeur d' I_K fait donc que la saturation est atteinte à une plus grande profondeur en mer . A intensité lumineuse de surface égale , il y a ainsi déplacement vers le bas du profil de production et donc une meilleure utilisation de l'énergie. Ces plus grandes efficacités hivernales se retrouvent dans les chiffres de la table III .

C. Calcul de production in situ à partir des données de la table I

a. Principe

1. Calcul du taux instantané de production in situ

A tout moment, l'intégrale de production peut valoir :

$$P = \frac{P_{\max}}{\eta} \cdot \ln \left(I_0/I_K + \sqrt{1 + (I_0/I_K)^2} \right)$$

$$\text{qu'on écrit encore : } P = \frac{P_{\max}}{\eta} \cdot \text{ArSin} (I_0/I_K)$$

-ArSin = area sinus hyperbolicus

-Dans nos calculs P_{\max} vaut $(P_s/P_v)_{\max} \times P_v$ moyen pondéré.

- η est calculé à partir de $I_{\text{total}} = 1/3 (I_{630} + I_{530} + I_{430})$. Cette valeur vaut aussi en moyenne $\eta_{530} \times 1,27$.

- I_0 est l'intensité lumineuse de subsurface (fraction utile du rayonnement moins réflexion).

2. Calcul du taux journalier de production in situ

I_0 varie à tout moment. Une équation simple donne cette variation pour une journée (journée sans alternances d'éclaircies et de nuages) :

$$I_{0t} = I_{0\max} \cdot 1/2 \left(1 + \cos \frac{2\pi t}{\lambda} \right)$$

où $I_{0\max}$ est un chiffre pouvant être déduit des tables de rayonnement global de Den Haan, λ est le nombre d'unités de temps du lever au coucher du soleil, t est le temps mesuré dans ces unités et compté positivement ou négativement à partir de $I_{0\max}$.

b. Résultats

1. Les résultats figurent en table VI pour les mêmes stations que celles reprises en table IV. Ils sont raisonnablement semblables à ceux calculés selon la méthode employée habituellement (3ème colonne).

Les différences observées sont liées au fait que le rapport P_s/P_v max s'éloigne de 1.

2. On voit que la production du jour (1ère colonne) peut s'écarter jusqu'à 30 % maximum de la production calculée en fonction de l'éclairement moyen (la décade) à cette période de l'année (2ème colonne).

Station	Date	I_K	P_s/P_v	$P_v \bar{m}$	η	$I_{o \max}$ (1)	$I_{o \max}$ (2)	λ
1344	130472	2	0.83	4.11	0.45	41.4	39.7	27
67	140472	2	0.89	2.04	0.18	30.6	39.7	27
61	170472	4.5	1.15	2.38	0.23	56.3	39.7	27
1693	180472	6	1.19	9.53	0.69	26.9	39.7	27
1	260672	5	0.66	4.63	0.52	58.3	41.8	33
18	60772	34	1.66	2.41	0.15	63.3	39.3	33
6	70772	20	2.30	2.37	0.38	54.6	39.3	33
11	130772	18	2.90	13.5	0.41	61.2	50.1	32
25	270672	3	0.88	1.52	0.17	57.5	41.8	33
2	30772	10	0.89	4.72	0.29	62.9	39.3	33
9	110772	4	0.42	3.21	0.27	63.3	50.1	32
15	120772	8.5	0.86	4.17	0.25	61.2	50.1	32
72	120972	8	0.58	2.40	0.14	32.3	33.5	25
65	130972	8	1.80	5.06	0.22	21.5	33.5	25
6	101072	12	1.80	20.6	1.17	15.7	28.1	22
5	101072	> 7.5	> 0.93	20.1	0.83	15.7	28.1	22
1	111072	> 10	> 1.20	9.86	0.89	27.3	23.6	22
3	121072	9	1.26	2.95	0.34	23.6	23.6	22
2	121072	8	1.00	7.51	0.27	23.6	23.6	22
4	121072	2.2	0.80	2.33	0.13	23.6	23.6	22
10	131072	> 12	> 1.08	2.58	0.46	20.7	23.6	22
9	161072	> 3	> 0.9	2.78	0.29	9.1	23.6	22
24	171072	7	0.69	4.33	0.17	28.9	23.6	22
8	191072	17	1	2.85	0.36	31.4	23.6	22

$P_v \bar{m}$ = Production vitro moyenne pondérée (POT.PROD. en mg C/m³/h)

η = coefficient d'absorption de l'eau

1^{er} $I_{o \max}$ = Rayonnement utile maximum (Joules/cm²/30 min) de la journée

2^{ème} $I_{o \max}$ = " " " " " d'une journée moyenne

λ = nombre d'unités de temps (ici : demi-heures) du lever au coucher du soleil

Table IV

	Avril 72		Juin-Juillet 72		Septembre 72		Octobre 72	
	I_K	P_S/P_V	I_K	P_S/P_V	I_K	P_S/P_V	I_K	P_S/P_V
Zone 1	3.6	1	19	1.9			12	1.5
Zone 2	3.6	1	6	0.76	8	1.2	8	1.1

Table V

		Vollenweider ,1965		Steemann Nielsen,1952
Station	Date	Production mg C/m2/j	Production mg C/m2/j moyen	Production mg C/m2/j moyen
1344	130472	327	323	298
67	140472	398	430	425
61	170472	441	391	436
1693	180472	414	486	540
1	260672	260	232	424
18	60772	527	389	685
6	70772	349	292	311
11	130772	2383	2157	1425
25	270672	406	368	428
2	30772	513	420	659
9	110772	225	209	499
15	120772	495	457	722
72	120972	222	225	617
65	130972	758	937	944
6	101072	308	439	540
3	121072	161	161	263
2	121072	435	435	828
4	121072	384	384	534
24	171072	323	294	774
8	191072	96	80	240

Table VI

Productivité

L'étude de la productivité (rapport P/B) s'identifie à une étude du turnover de la matière au niveau du phytoplancton . Les termes en sont les mêmes et l'équation aux dimensions le fait apparaître clairement :

$$\frac{\text{mg C / m}^3/\text{h}}{\text{mg chl. / m}^3} = \frac{\text{M.L}^{-3}.\text{T}^{-1}}{\text{M.L}^{-3}} = \text{T}^{-1}$$

L'étude de la productivité telle que nous l'avons poursuivie depuis 1971 est une étude de l'efficacité maximale possible (productivité potentielle). En fait , ce terme est à corriger dans la mesure où P_s/P_v max n'était pas égal à 1 . La littérature (ex. Steemann Nielsen & Hansen , 1959) fait état de valeurs usuelles de ce rapport : zone tempérée en hiver : 1.75
zone tempérée en été : 4.0

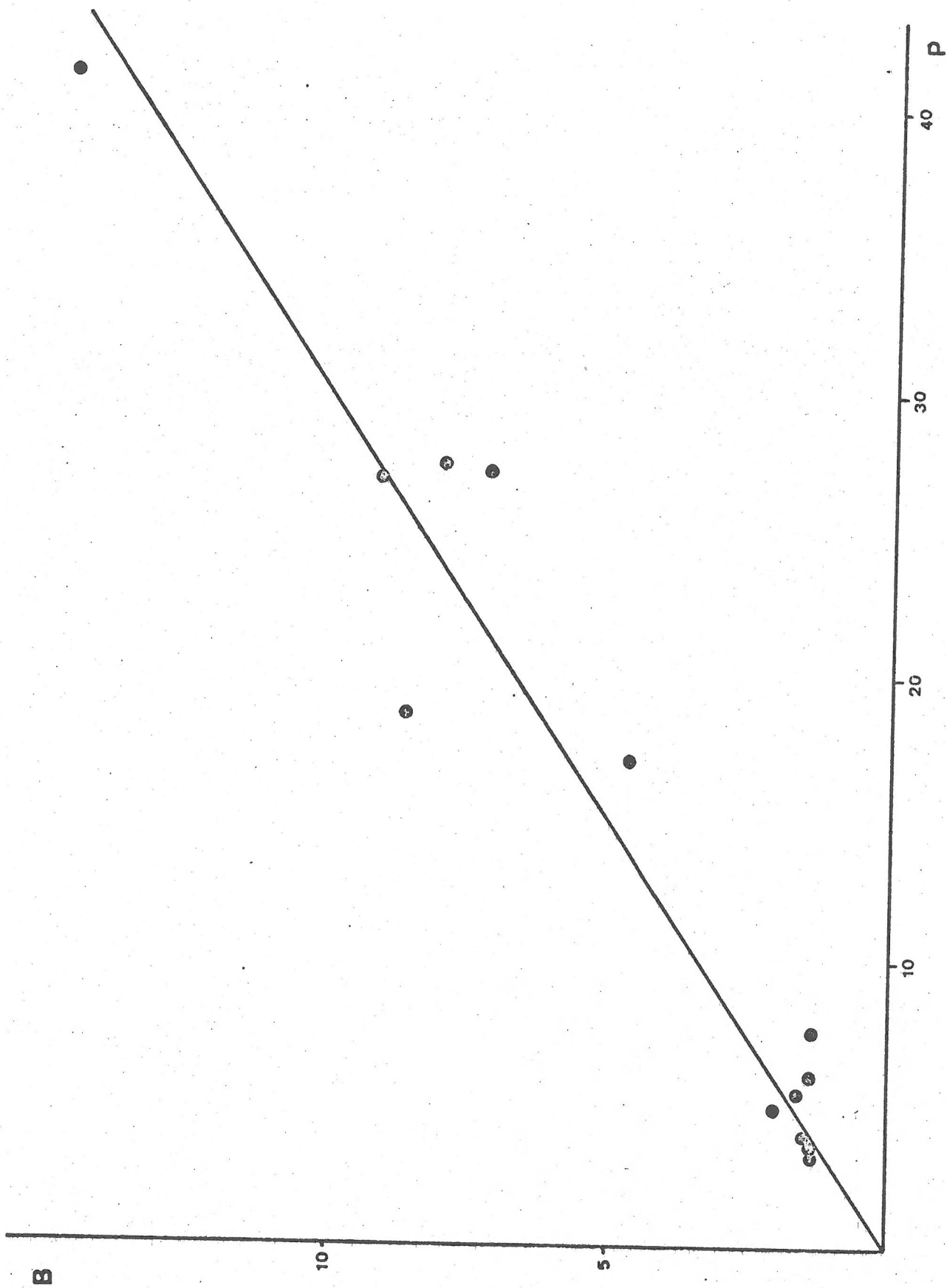
On y voit l'effet de la loi de Van t'Hoff qui veut que l'activité métabolique soit double chaque fois que la température augmente de 10°C (Q_{10}).

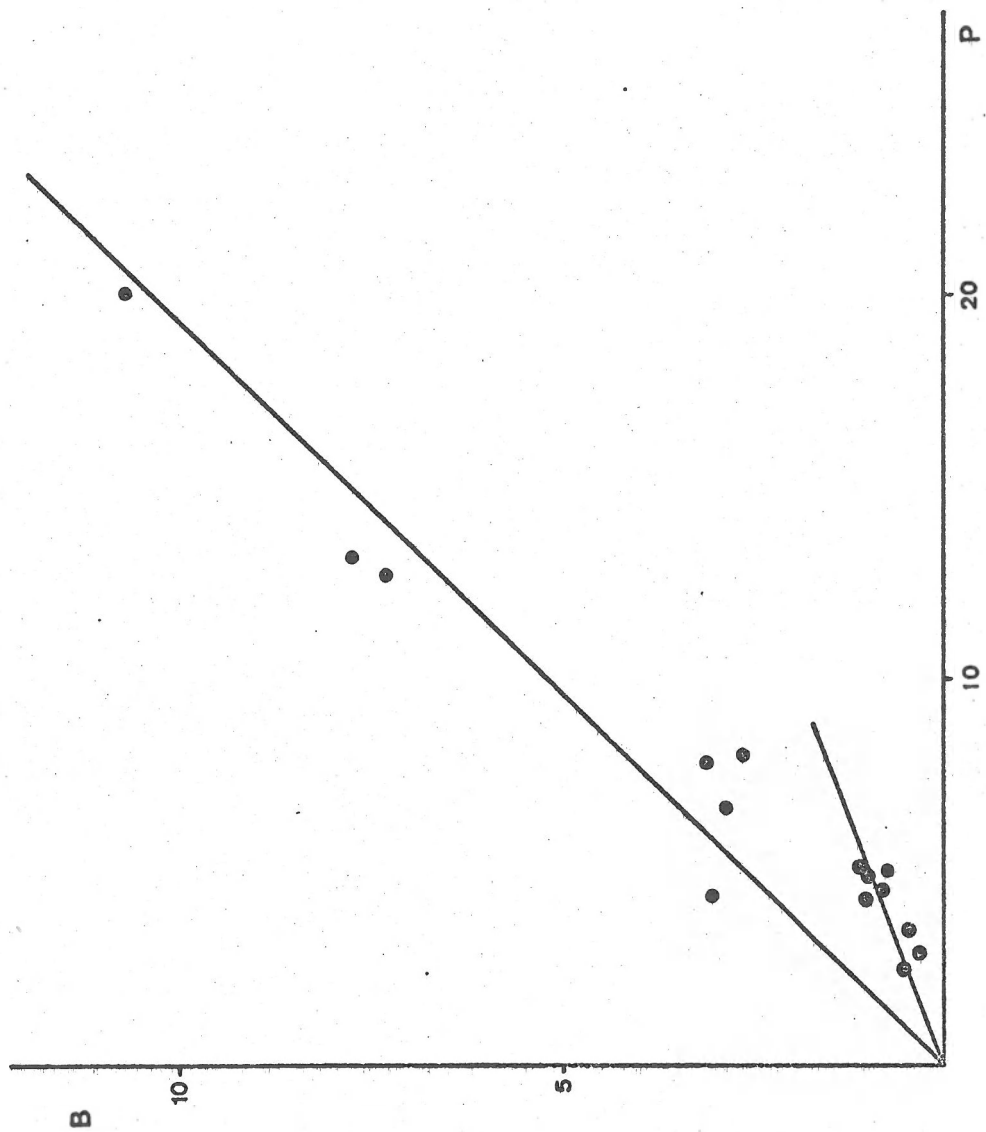
La productivité traduit donc un état physiologique qui dépend des conditions de milieu (température, nutriments , pollution) mais aussi de l'âge de la population et de sa composition spécifique.

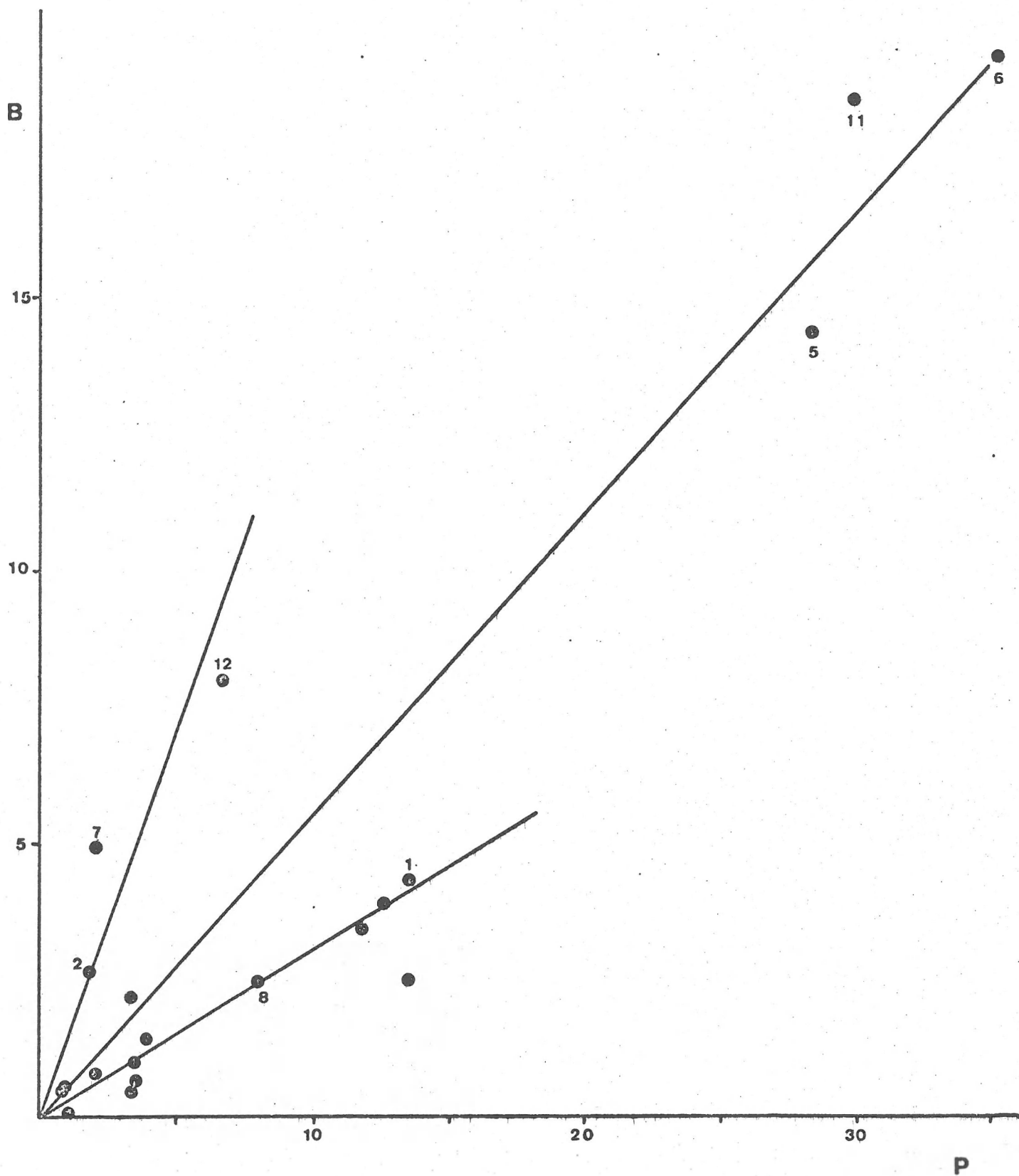
Des corrélations entre production potentielle et chlorophylle apparaissent dans les figures 13, 14 . Leur étude montre que les productivités, quoiqu'en général fort proches

sont parfois découplées entre côte et large (septembre 72 , juillet 73). En septembre 72 , le découplage se produit quand on passe dans la zone à nanoplancton (au large) : la productivité passe de 2 à 5 . En juillet 73 , c'est le même mécanisme sauf que le netplancton domine au large (ce qui est assez exceptionnel). L'inversion de composition se produit entre le point 56 et le point 8 . De la côte vers le large , la productivité passe de 12 à 3.3 .

On trouve aussi parfois des productivités très différentes pour certains







Points particuliers (points 6,8,11 et 13 en juillet 71 , point 18 en août 71, points 5 et 6 en octobre 72) . Ces singularités peuvent parfois également s'interpréter en termes de composition net-nannoplancton . Cette explication ne vaut cependant pas pour certains cas qui méritent alors une attention particulière : point 18 , août 1971 (netplancton dominant et productivité particulièrement élevée)
point 6 , octobre 1972 (mêmes caractéristiques).

On voit aussi en avril-mai 73 que la productivité d'un point proche de la côte est plus grande que celle du point suivant sur le transect (qui , elle,

est minimale pour le réseau) :

point 1	productivité =	3.11
point 2	"	0.67
point 6	"	1.60
point 7	"	0.41
point 11	"	1.60
point 12	"	0.83

(fig 15)

Cette observation est à rapprocher de celle qui est faite page 50 où l'on voit qu'en début de transect , on observe une biomasse nettement nannoplanctonique mais dont la production est assurée par le netplancton , tandis qu'au point suivant , la biomasse est surtout netplanctonique mais la production est surtout assurée par le nannoplancton. Il y a là peut-être un mécanisme de succession ayant une valeur générale et dont il peut être intéressant d'approfondir l'étude . On se rappellera à ce propos les hiatus observés dans les transects en juillet 1971 et soulignés par Steyaert et Van-Beveren(1972)

En conclusion , on voit que les singularités locales de productivité peuvent trouver leur explication dans les mécanismes de succession ou dans la composition du phytoplancton . A ce propos , on a noté que la productivité du nannoplancton n'est pas toujours plus élevée que celle du netplancton (non découplage des valeurs au large et à la côte pour plusieurs croisières) et que donc cette composition n'est pas toujours déterminante . D'autres facteurs dont nous ne savons pas grand chose peuvent également jouer (perturbations locales d'origine mal connue , ex. dumping).

Evolution de la productivité au cours de l'année

On s'attend à ce que la productivité évolue au cours de l'année essentiellement en fonction de la température (Q_{10}). Les tendances générale observées (table IV) ne font cependant apparaître de cycle annuel que dans la mesure où les chiffres sont corrigés en fonction du facteur d'incubateur P_g/P_r mer (voir table V). Ainsi, les chiffres d'été sont à multiplier par 1.5 environ. On remarque les hautes productivités de janvier 73 et surtout de juillet 73 près de la côte, qui atteignent des valeurs surprenantes.

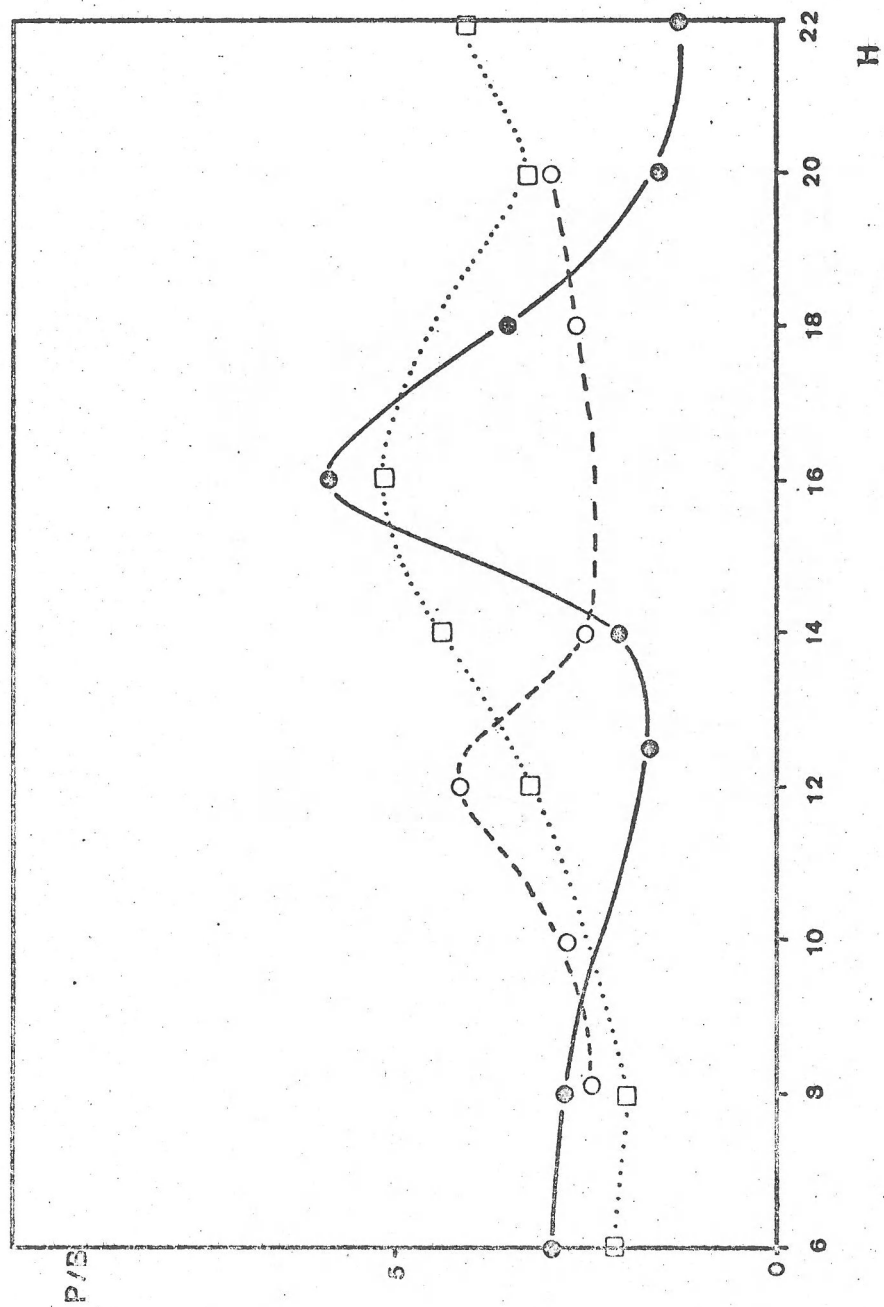
Les chiffres de productivité peuvent se comparer avec les chiffres d'efficience in situ (voir table III). On note par exemple la même différence entre la zone 1 et la zone 2 pour la croisière de septembre 72; les valeurs élevées d'août 71, d'octobre 72 et de janvier 73. Cependant, on ne peut pousser plus loin la comparaison. En effet, les plus grandes efficacités hivernales observées in situ vont en sens inverse de celles - plus faibles normalement - trouvées in vitro. Nous pensons que l'évolution annuelle d' I_K explique ce fait (voir discussion d' I_K , p. 35).

Variations nycthémerales de productivité

Les cycles étudiés en mer du Nord ont révélé un pic d'activité au milieu du jour ou dans l'après-midi (fig. 16). Un tel rythme - indépendant des variations de biomasse - traduit une activité endogène qui a déjà été signalée dans la littérature. On remarque que le pic s'est déplacé de 12 h en janvier vers 16 h aux mois de mai et de juin. Ce pourrait être une indication que le rythme est lié à la lumière et que le pic correspond aux heures d'éclairage optimal (donc pas à midi pour le phytoplancton de surface en mai et juin, à cause de la photoinhibition).

Croisière	Productivité (non corrigée)
Janvier 71	1.75
Juin-juillet 71	3
Août 71	5
Septembre 71	3
Janvier 72	3
Juin-juillet 72	3.5
Septembre 72	2 (côte) 5 (large)
Octobre 72	5.3
Janvier 73	6
Avril-mai 73	3.5 (tendance la plus représentée) 1.8 (tendance médiane représentée notamment par les points 5,6,11) 0.7 (tendance des points 2,7,12)
Juin 73	3.3
Juillet 73	12 (côte) 3.3 (large)

Table Vii



Ce thème a fait l'objet d'un rapport en 1972 , rapport publié en 1973 dans le British Phycological Journal . Par ailleurs, l'activité des fractions inférieures à 45 μ s a été régulièrement mentionnée et commentée dans tous les rapports techniques depuis 1971.

A. Filtration sur 25 μ s versus 45 μ s

Dans le rapport technique 1973/BIOL/02 nous avons montré que la fraction active inférieure à 45 μ s correspondait à des organismes encore plus petits puisque la plus grande partie de cette activité se retrouvait dans la fraction récoltée après passage sur filtre de 25 μ s.

B. Productivité nanno-versus netplancton

La plus grande productivité (rapport P/B) du nanoplancton avait été déduite en 1971 de la comparaison des rapports "production potentielle/ chlorophylle a " pour des échantillons purement nanoplanctoniques , purement netplanctoniques et mélangés . Dès juillet 1972 , des échantillons pour dosage des pigments ont également été préfiltrés pour que la productivité puisse être calculée directement pour la fraction totale et pour la fraction nanoplanctonique .

Malheureusement , il y a très peu de résultats de cette manipulation qui soient utilisables. En juillet 72, septembre 72 , octobre 72 et janvier 73, les rapports n'étaient pas significatifs car les quantités dosées de chlorophylle active étaient très faibles ($< 1 \text{ mg/m}^3$) et fluctuantes (à tel point qu'il n'était pas rare de doser plus de pigments dans le filtrat que dans l'échantillon total).

En avril-mai 73 , quelques chiffres de productivité sont basés sur de meilleures données (table VIII). En règle générale , la fraction inférieure à 45 μ s semble bien être la plus active .

station	productivité		rapport net/nanno	
	nanno	net	chlorophylle	production pot.
6	0.63	2.42	1.19	4.59
7	2.80	0.10	7.70	0.27
8	3.71	2.38	0.60	0.39
9	4.26	0.61	0.73	0.10
12	2.37	0.43	3.79	0.68
11	1.02	2.38	0.74	1.5

table VIII

On peut souligner deux faits qui ressortent de la table

1) les différences de productivité retentissent évidemment dans les chiffres de production , de sorte que la partition observée entre production potentielle du nanoplancton et production potentielle du netplancton (leur rapport) n'exprime pas forcément la partition des biomasses (voir les deux dernières colonnes).

2) on observe un parallélisme intéressant dans deux transects :

transect 1 : point 6 : -rapport des biomasses net/nanno plus petit qu'au point suivant

-productivité du netplancton plus grande que celle du nanoplancton

point 7 : -rapport des biomasses net/nanno élevé

-productivité du netplancton inférieure à celle du nanoplancton

transect 2 : point 11 : mêmes remarques que pour le point 6

point 12 : mêmes remarques que pour le point 7

C.Observations sur le phytoplancton vivant : transect de juillet 73

Des échantillons frais (cruches de 10 litres) ramenés le jour même du transect ont été immédiatement observés au microscope .

Résultats :

point 5	: Pyramimonas sp.	très nombreux
	cf Nephroselmis	" "
	Cryptomonas sp.1	assez nombreux
	Cryptomonas sp.2	" "
	Katodinium rotundatum	présent
	Gymnodinium sp.	"
	Chrysochromulina sp.	"
point 6	: Pyramimonas sp.	assez nombreux
	cf Nephroselmis	présent
	Cryptomonas sp.2	"
	Katodinium rotundatum	"
	Gymnodinium sp.	"
point 7	: Pyramimonas sp.	assez fréquent
	Katodinium rotundatum	" "
	Cryptomonas sp.3	présent
	Chrysochromulina sp.	"
	Gymnodinium sp.	"
	Ceratium fusus	"

point 8	: Chrysophycée	assez fréquent
	cf Nephroselmis	présent
	Gymnodinium sp.	"
	Pterosperma sp.	"
	Chrysochromulina sp.	"
point 9	: Chrysochromulina sp.	fréquent
	Cryptomonas sp.1	assez fréquent
	cf Nephroselmis	présent
	Chrysochromulina chiton	"
	Peridinium sp.	"
point 58	: Chrysochromulina sp.	fréquent
	Pterosperma sp.	assez fréquent
	Cryptomonas sp.1	présent
	Gymnodinium sp.	"
	cf Nephroselmis	"

Dans chaque échantillon , plusieurs gouttes ont été observées . Par ce procédé n'apparaissent évidemment que les espèces dominantes en nombre . Ici , toutes les espèces mentionnées sont des flagellates nanoplanctoniques (environ 10 μ m) à l'exception de Ceratium fusus. On observe bien une modification progressive de la composition spécifique de ce nanoplancton quand on s'éloigne de la côte et notamment le remplacement de Pyramimonas par Chrysochromulina.

Ces observations seront complétées et précisées par les résultats des comptages sur échantillons concentrés . Ces comptages feront également apparaître les organismes du netplancton dont la présence ressort des mesures de production primaire .

D. Interprétation nouvelle de la distribution net/nanoplancton en fonction de la distance à la côte

Parmi les facteurs qui peuvent déterminer la production de petites ou de grandes espèces de phytoplancton , on peut considérer (Parsons & Takahashi , 1973) : 1. la concentration en NO_3^- et NH_4^+

2. le coefficient d'extinction de l'eau et l'intensité lumineuse
3. La profondeur de la couche mélangée
4. le taux de sédimentation du phytoplancton
5. la vitesse d'upwelling dans la colonne d'eau

Parmi ces aspects , il en est un qui retient particulièrement notre attention , c'est la concentration en nitrates et ammonium.

En effet , les travaux de Eppley et al (1969, ont permis de déterminer pour toute une série d'espèces du phytoplancton les concentrations optimales en nutriments . Pour chaque espèce on peut définir une relation hyperbolique de forme

$$V = \frac{V_{\max} \cdot S}{K_s + S} \quad (\text{cinétique de Michaëlis-Menten})$$

où V est la vitesse d'uptake ou le taux de croissance pour une concentration S de substrat (les nitrates par ex.)

V_{max} est le taux maximal (le plateau dans l'hyperbole) d'uptake ou de croissance

K_s est la concentration de substrat pour laquelle la moitié de V_{max} est atteint.

Que chaque espèce phytoplanctonique soit caractérisée par un K_s particulier fait que certaines croîtront plus vite que d'autres dans une situation (une concentration en nutriments) donnée . Ainsi , les espèces du nanoplancton sont caractérisées par des K_s petits , c-à-d que leur taux de croissance maximal est atteint pour des concentrations en nutriments plus faibles que pour les espèces du netplancton. Ceci les avantage loin de la côte , là où les concentrations en NO₃⁻ sont nettement plus faibles. Encore faut-il que les nitrates soient effectivement limitants . Dans cette perspective , il paraît important de connaître également les profils d'NH₄⁺ en mer.

A. Autoradiographie

Le principe de l'utilisation de l'autoradiographie dans les études de production primaire a été énoncé dans le rapport de synthèse de 1971.

La mise au point de la technique s'est poursuivie : emploi d'émulsions ionographiques , intercalibration avec le Coulter Counter (voir rapport technique CHOMBOON & MONNAERTS), automatisation de la prise et de l'incubation (voir § B). Les perspectives proches incluent le comptage automatique des radiogrammes.

B. Automatisation

Un prototype fonctionne qui a donné pleine satisfaction (rapports techniques 1973/BICL.08 et BICL.09) en laboratoire et au Bassin de Chasse où le rythme nycthéméral de production potentielle a été mis en évidence (voir le chapitre "Echelles de temps").

L'appareil est polyvalent pour la production d'échantillons destinés à :

- mesure de la production primaire potentielle
- comptage des cellules actives par autoradiographie
- comptage des cellules (actives + inactives) par la méthode d'Utermöhl (ou toute autre méthode).

V. RESUME

1. Le cycle journalier de production primaire en un point est principalement commandé par la variation d'intensité lumineuse au cours du jour et la transparence de l'eau. Cette commande s'applique au phytoplancton dont la biomasse évolue sans cesse en fonction de cette production mais aussi de la mortalité (grazing en tout ou en partie) et/ou des déplacements de masses d'eau. De plus, d'autres rythmes modifient la capacité photosynthétique de cette biomasse. On y a vu le rôle de la lumière, et celui des nutriments est connu dans la littérature. L'intégration de toutes ces interactions conduit à un modèle de production plus dynamique que les modèles utilisés jusqu'ici pour ce travail.
 2. Le cycle de production annuel présente bien les pics vernal et automnal connus par la littérature. On a pu schématiser la région étudiée en la divisant en grandes zones (2 côtières et une au large) où les variations annuelles s'observent avec les mêmes phases mais des amplitudes différentes.
 3. Ces amplitudes ne traduisent pas les efficacités réelles de transfert énergétique et de turnover de la matière, puisque c'est au large - où les productions mesurées sont les plus faibles - que le turnover est le plus rapide. L'efficacité intrinsèque du phytoplancton y est cependant généralement semblable quoique les proportions de nanoplancton et de netplancton puissent jouer un rôle.
- La courbe annuelle de réponse à la lumière (caractérisée par la variable I_K) joue dans le sens de l'augmentation de l'efficacité en hiver bien que les métabolismes soient ralentis.

4. Le nanoplancton , par ses caractéristiques physiologiques particulières (T_r différent , productivité souvent plus grande) imprime ses effets dans les communautés dont il fait partie - quoique peut-être dans une moindre mesure que celle qui avait été prédite -. Sa distribution en mer dépend probablement de son aptitude à mieux vivre dans les milieux appauvris en nutriments. Cette hypothèse fera l'objet de travaux plus poussés. Enfin , l'identité du nanoplancton a fait l'objet de deux études : étude de taille (passage sur filtre de 25 microns) et étude directe des organismes vivants au microscope.

5. L'automatisation des mesures de production a trouvé une application dans l'étude des variations sur 24 heures, sur le lieu de prélèvement. Des applications nouvelles sont prévues et la mise au point de certains perfectionnements se poursuit. Parallèlement au développement de cet nouvel outil , l'autoradiographie comme technique de comptage a aussi été développée .

Légendes des figures

Fig. 1 . Courbes de production potentielle (● — ●), de chlorophylle a (○ — ○) et de phaeophytine a (■ — ■), le 29 mai 1973 au Bassin de Chasse d'Ostende.

Fig. 2 . Production potentielle observée (● — ●) et production potentielle théorique calculée au départ de la valeur à 4h du matin (○ — ○), le 29 mai 1973 au Bassin de Chasse d'Ostende.

Fig. 3 . Balance production-mortalité par intervalles de 30 minutes , le 29 mai 1973 , au Bassin de Chasse d'Ostende .

Fig. 4 . Evolution de la production potentielle et de la teneur en chlorophylle au point 16 , le 8 mai 1973

□ — □	production potentielle totale
○ — ○	" " nanoplancton
● — ●	" " netplancton
Δ — Δ	chlorophylle a

Fig. 5 . Evolution de la production potentielle et de la teneur en chlorophylle au point 1 , le 24 janvier 1973 . Mêmes symboles que pour la figure 4.

Fig. 6 . Evolution saisonnière de la biomasse dans la zone 1-S (● — ●), 1-N (■ — ■) et la zone 2 (○ — ○) en 1973. Les autres points se rapportent aux années 1971 et 1972 (mêmes symboles).

Fig. 7 . Evolution saisonnière de la teneur en chlorophylle en 1971 et 1972 , face à Lombartzijde .

Fig. 8 . Profils de production et de chlorophylle aux stations 1 et 4 , les 11 et 12 octobre 1972. On remarque qu'à la station 1 , la moitié ~~Figure 8~~ de la chlorophylle seulement est impliquée dans le processus de production.

Fig. 9 . Transfert d'énergie pour la journée du 12 octobre 1972 , au point 4 . Tous les chiffres sont en gcal/m² .

Fig. 10 . Relation photosynthèse-lumière pour une culture de *Cricosphaera carterae* incubée à 15°C .

Fig. 11 . Relation photosynthèse-lumière pour la station 18 , le 6 juillet 1972.

● — ●	de 12 h à 14 h
○ — ○	de 12 h à 16 h
★ — ★	de 12 h à 21 h

Fig. 12 . Relation photosynthèse-lumière pour la station 61 , le 17 avril 72.

○ — ○	nanoplancton
● — ●	netplancton

Fig. 13 . Relation entre chlorophylle active (B) et production potentielle (P)
(respectivement mg chl./m³ et mg C /m³/h) en septembre 71 .

Fig. 14 . Idem en septembre 72 où un découplage entre zones est observé.

Fig. 15 . Idem en avril-mai 1973 (plusieurs niveaux de productivité).

Fig. 16 . Evolution de la productivité (rapport P/B) calculée de 2 en 2 heures
pour le point 16 du 8 mai 73 (●—●)
le point 1 du 24 janvier 73 (○--○)
le point 6 du 7 juin 73 (□...□)